HARVARD UNIVERSITY

Ernst Mayr Library
of the Museum of
Comparative Zoology

MCZ
LIBRARY
DEC 4 2006
HARVARD
UNIVERSITY

BENTHIC MACRO-CRUSTACEANS OF THE EASTERN TROPICAL PACIFIC

MACRO-CRUSTÁCEOS BENTÓNICOS DEL PACIFICO ESTE TROPICAL

San Diego
Natural History Museum

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México

Proceedings of the
San Diego Society of Natural History
9 - 27

This volume is the result of a joint effort between the San Diego Natural History Museum, San Diego, California, United States and the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México

Este volumen es el resultado de la colaboración entre el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México México, y el San Diego Natural History Museum, San Diego California, Estados Unidos de América

Scientific editors

Spanish contributions
Contribuciones en Español
Michel E. Hendrickx

English contributions
Contribuciones en Inglés
Richard C. Brusca

Technical editor

Philip Unitt
San Diego Natural
History Museum

Editor técnico

ISBN No. 0-918969-03-4

MCZ
LIBRARY
MAR 2 2 1993
HARVARD
UNIVERSITY

BENTHIC MACRO-CRUSTACEANS OF THE EASTERN TROPICAL PACIFIC

MACRO-CRUSTÁCEOS BENTÓNICOS DEL PACIFICO ESTE TROPICAL

San Diego
Natural History Museum

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México

Proceedings of the
San Diego Society of Natural History
9 - 27

Introduction

The crustacean fauna of the tropical eastern Pacific constitutes a rich and varied biological resource. The past ten years have witnessed a virtual flowering of research on this fauna, and hundreds of papers have appeared treating various aspects of systematics, biology, ecology, and fisheries research for the region. Much of this work has focused on the Gulf of California, the northern outpost of the tropical Pacific New World marine fauna. Many researchers studying this fauna, from Canada to Chile, have had little contact with or were unaware of similar projects in other labs and in other countries. The time seemed ripe to bring these scattered researchers together, especially so that Latin American workers could interact closely for a few days with their U.S. colleagues.

From March 28–30, 1990, the Instituto de Ciencias del Mar y Limnología of the Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) hosted an international meeting at its Mazatlán Research Station (Estación Mazatlán) titled "Colloquium on Benthic Macrocrustaceans of the Eastern Tropical Pacific." The meeting was co-sponsored by UNAM, the San Diego Natural History Museum, and The Crustacean Society, and it brought together crustacean researchers from North and Latin America to share ideas and exchange information. As plans developed we realized participation would be substantial and that it would be worthwhile to publish the papers presented at the meeting.

In addition to the support of UNAM's Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, the San Diego Natural History Museum, and The Crustacean Society, we were fortunate to obtain additional financial sponsorship from Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT) for meeting costs, and from the Regional Office for Science and Technology for Latin America and the Caribbean (ROSTLAC) of UNESCO for airfare for some South American participants. In all, 80 scientists and students from six countries (Chile, Colombia, Costa Rica, Peru, Mexico, and the U.S.) attended the meeting, contributing 42 presentations to the program. The meeting enjoyed great success, and a follow-up mail assessment indicated that more meetings of a similar nature would be welcomed by the research community. Nineteen of the papers that were submitted for publication are included in the present volume. We wish to thank the following persons for serving as reviewers for these papers: Larry Abele (Florida State University, U.S.A.), F. Alberto Abreu Grobois (UNAM, Mazatlán, Mexico), Daniel Adkison (Macon, Georgia, U.S.A.), Ricardo Alvarez Leon (INDERENA, Cartagena, Colombia), E. E. Boschi, (Insituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina), Thomas E. Bowman (Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A.), Ramond Bauer (University of Southwestern Louisiana, U.S.A.), Jose Antonio Calderon Pérez (UNAM, Mazatlán, Mexico), Ernesto Campos (Universidad Autonoma de Baja California, Ensenada, Mexico), Alberto Carvacho (Instituto Profesional de Osorno, Osorno, Chile), Elva Escobar (UNAM, Mexico, D.F.), Adolfo Gracia Gasca (UNAM, Mexico, D.F.), John R. Holsinger (Old Dominion University, Virginia, U.S.A.), David Jablonski (University of Chicago, Illinois, U.S.A.), Hans Kuck (Los Angeles County Natural History Museum, California, U.S.A.), Enrique Lozano-Alvarez (UNAM, Cancún, Mexico), Joel W. Martin (Los Angeles County Natural History Museum, California, U.S.A.), William A. Newman (Scripps Institution of Oceanography, California, U.S.A.), Francisco Sarda (Instituto de Ciencias del Mar, Barcelona, Spain), Marie Simovich (University of San Diego, California, U.S.A.), Henry R. Spivey (Florida State University, U.S.A.), James Weinberg (Woods Hole Oceanographic Institution,

Introducción

La fauna crustácea del Pacifico Este Tropical constituye un recurso biológico rico y variado. Los ultimos diez años han visto un florecimiento de investigaciones sobre esta fauna y cientos de articulos han aparecido tratando varios aspectos sistemáticos, biológicos, ecológicos, y investigaciones pesqueras de esta región. La mayoría de este trabajo se ha enfocado en el Golfo de California en el punto mas al norte de la fauna Pacifico-tropical del nuevo mundo. Investigadores desde Canada hasta Chile que estudian esta fauna han tiendo poco contacto o conocimiento de proyectos similares en otros laboratorios y en otros paises. El tiempo era propicio para reunir a todos estos científicos, especialmente a los de America Latina de manera de que junto con sus colegas norteamericanos interactuaran conjuntamente durante varios días.

Del 28 al 30 marzo de 1990, el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) fue sede de una reunión internacional en sus instalaciones de la Estación Mazatlán: el 1 Coloquio sobre Macro-crustáceos Bentónicos del Pacifico Este Tropical. La reunión fue copatrocinada por la Universidad Nacional Autónoma de México, el San Diego Natural History Museum, y The Crustacean Society. El objectivo principal era juntar científicos de America del Norte y de America Latina, tanto los más expertos como los principiantes, para que pudieran reunirse, compartir ideas y intercambiar informaciones acerca de sus trabajos. A medida que esta idea se concretizaba, nos dimos cuenta que existia un interés genuino para este tipo de reunión, que la participación al mismo se anticipaba muy buena y que existia, además, una muy buena posibilidad de publicar los trabajos presentados durante la reunión.

Afortunadamente, pudimos contar con el apoyo indispensable del CONACyT (Consejo Nacional para Ciencias y Tecnología, México) para cubrir parte de los gastos de organización del evento, y de la Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para America Latina y el Caribe (ORCYT), UNESCO, para contribuir en el gasto de viaje de algunos participantes de America Latina. En total, 80 cientificos y estudiantes de 6 paises (Chile, Colombia, Costa Rica, Perú, México, y los Estados Unidos de America) participaron de manera activa en la reunión y disfrutaron de un programa con 42 contribuciones. El encuentro fue todo un éxito, y una encuesta posterior sobre el desarollo del mismo indicó el deseo por parte de los participantes de reunirse nuevamente en un evento de la misma naturaleza. Diecinueve de los articulos sometidos a este coloquio han sido incluidos en el presente volumen. Queremos agradecer a las siguientes personas que revisaron estos trabajos: Larry Abele (Florida State University, U.S.A.), F. Alberto Abreu Grobois (UNAM, Mazatlán, México), Daniel Adkison (Macon, Georgia, U.S.A.), Ricardo Alvarez Leon (INDERENA, Cartegena, Colombia), E. E. Boschi, (Insituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina), Thomas E. Bowman (Smithsonian Institution, Washington, D.C., U.S.A.), Ramond Bauer (University of Southwestern Louisiana, U.S.A.), José Antonio Calderon Peréz (UNAM, Mazatlán, Mexico), Ernesto Campos (Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Mexico), Alberto Carvacho (Instituto Profesional de Osorno, Osorno, Chile), Elva Escobar (UNAM, México, D.F.), Adolfo Gracia Gasca (UNAM, México, D.F.), John R. Holsinger (Old Dominion University, Virginia, U.S.A.), David Jablonski (University of Chicago, Illinois, U.S.A.), Hans Kuck (Los Angeles County Natural History Museum, California, U.S.A.), Enrique Lozano-Alvarez (UNAM, Cancún, México), Joel W. Martin (Los Angeles County Natural History Museum, California, U.S.A.), William A. Newman (Scripps

Massachusetts, U.S.A.), Regina Wetzer (San Diego Natural History Museum, California, U.S.A.), Mary K. Wicksten (Texas A&M University, U.S.A.), Deborah L. Zmarzly (San Diego Natural History Museum, California, U.S.A.), Victor A. Zullo (University of North Carolina, U.S.A.). Special thanks go to Philip Unitt (Scientific Editor, San Diego Natural History Museum), who served as copy editor and arranged the typesetting for this volume.

Richard C. Brusca
Baily Curator of Invertebrates
San Diego Natural History Museum

Institution of Oceanography, California, U.S.A.), Francisco Sarda (Instituto de Ciencias del Mar, Barcelona, España), Marie Simovich (University of San Diego, California, U.S.A.), Henry R. Spivey (Florida State University, U.S.A.), James Weinberg (Woods Hole Oceanographic Institution, Massachusetts, U.S.A.), Regina Wetzer (San Diego Natural History Museum, California, U.S.A.), Mary K. Wicksten (Texas A&M University, U.S.A.), Deborah L. Zmarzly (San Diego Natural History Museum, California, U.S.A.), Victor A. Zullo (University of North Carolina, U.S.A.). Gracias especiales a Philip Unitt quien sirvió como editor de copia de este volumen.

Michel Hendrickx
Inv. Titular R, Inv. Nacional Nivel II
Estación Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología,
Universidad Nacional Autónoma de México

Dedication to John S. Garth

When we heard from John Garth that he would attend the Colloquium on Benthic Macrocrustaceans of the Eastern Tropical Pacific—which he insists was the last scientific conference he will attend—we decided that it would be fitting to honor this great Pacific carcinologist by dedicating the meeting to him. It was with great pleasure that we awarded him a certificate of recognition from UNAM and the San Diego Society of Natural History. The many students and scientists at the colloquium that John has assisted over the years were especially delighted, and for many this was their first opportunity to communicate with J. S. Garth without relying on the postal services. Thus we also take pride in dedicating this collection of papers to John Shrader Garth, one of the last of the Renaissance scholars, a gentleman, musician, academician, and educator.

It was shortly after his 80th birthday that John traveled from Los Angeles to Mazatlan to attend the colloquium at which the papers in this volume were presented. His contributions to the meeting exceeded expectations. Not only did John sit through every talk, every day, providing stimulating questions and comments, but he also presented *two* papers himself (included in this volume) and gave meeting participants a rare treat when he screened the classic Allan Hancock Foundation documentary film "The New Frontier," based on the 1949 Gulf of California cruise of the *Velero IV*, for which he provided delightful narration.

John Garth is a native Los Angelino, born 3 October 1909. He received his bachelor's degree in music in 1932 from the University of Southern California (USC), and was (and still is) a musician of modest renown. In December 1931, while still an undergraduate in the School of Music, John Garth received an offer that was to change his life forever. Knowing that young John was both an accomplished pianist and an avid butterfly collector, W. F. Skeele (the college dean) and William Strowbridge (Captain Allan Hancock's musical arranger) asked if he might be interested in joining Captain Hancock on the maiden expedition of his new research vessel, the *Velero III*. The proposed destination was the Galapagos Islands. The date was 1 December 1931; the *Velero III* was scheduled to sail 9 days later. Captain Hancock preferred to include a complement of musicians on the ship's manifest, to entertain his guests with chamber music each evening. Hancock's usual pianist, Mr. Strowbridge, was prone to seasickness and had flatly refused to join in such an extended venture. Thus, musician–lepidopterist Garth was the perfect candidate for what was to become a fateful expedition.

Hancock played cello and Garth played piano. In addition, of course, Hancock had a burgeoning interest in natural history. The Galapagos Expedition was an unprecedented zoological (and musical) success, and eventually, through the influence and efforts of John and USC zoology professor Irene McCulloch, Hancock's interests in marine science grew into the now-famous Allan Hancock Pacific Expeditions and eventually the Allan Hancock Foundation itself, which Garth and McCulloch helped design, dedicated in 1940.

John Garth participated on all of the Pacific Expeditions, 1931–1941. He recalls helping Captain Hancock comfort baby seals and sea lions that he was transporting from the Galapagos and Guadalupe islands back to San Diego, for the San Diego Zoological Society. John also recalls one of his most memorable concerts, in the National Theater in Quito, high in the Ecuadorian Andes. Enlarged, the Hancock Ensemble went on to record a number of long-playing records.

John Garth's entomological career has paralleled his music and carcinological careers. His youthful interests in entomology blossomed during his participation on the Hancock Expeditions. While on the now-famous 1931 Galapagos Expedition, he visited Barro Colorado Island in Gatun Lake, Panama. There he met Frank Lutz, entomologist and author of an early classic *Field Book of Insects*, and Irving Huntington, another lepidopterist. He also met the medical entomologists at Gorgas Memorial Hospital in Balboa (Canal Zone) and became interested in medical entomology. Some of his first rain-forest collecting was done along the trails of Barro Colorado Island, and there he collected his first blue *Morpho amathonte*. And, John notes, on his second visit to Barro Colorado (with Waldo L. Schmitt), in 1933, he turned up living *Peripatus* among leaf litter. His early entomological interests were also reinforced by his experiences in the Yosemite Field School during 1933. John later went on to write a seminal work on the butterflies of Yosemite (*Butterflies of Yosemite National Park*, Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 34:37–75, 1935). Later, at Cornell (1937), he had the opportunity to take formal courses in entomology from Robert Matheson and Oscar Johannsen, and in 1940 he studied entomology at the University of Pennsylvania with A. Glenn Richards, Jr. John went on to collect butterflies throughout the Pacific, in Polynesia, Fiji, Australia, New Zealand, Singapore, Ceylon, India, the Maldives, Japan, Kenya, central and western Europe, and Scandinavia. And of course, he collected extensively throughout western North America, particularly on the islands of Baja California and in the Sonoran desert, regions for which he holds, like many of us, a special fondness.

John has so far published 11 papers and books on butterflies, including field guides to the butterflies of Organ Pipe Cactus National Monument and Yosemite and Grand Canyon National Parks. His most recent entomological contribution was the long-awaited *California Butterflies*, in the California Natural History Guide Series of University of California Press (co-authored with J. W. Tilden, and with paintings by noted nature artist David Mooney).

Participation on the 1931 Galapagos Expedition had a profound effect on John Garth and eventually led him to a career in zoology. Thus he entered graduate school at USC not in musicology but in zoology, receiving his M.Sc. in 1935 and his Ph.D. in 1941, the year after he married his lovely wife Isla (Isla L. Detter). The famous lepidopterist John Adams Comstock, then at the Los Angeles County Natural History Museum, served on his Ph.D. committee. By the time he received his Ph.D., he had already published four papers on butterflies and three on brachyuran crabs.

Just after receipt of his Ph.D., John served his country during the Second World War, first as a civilian instructor in maps and charts at Santa Ana Army Air Base, California, 1942–44 and subsequently by obtaining a direct commission in the Sanitary Corps of the Army Medical Department. After the war, John returned to his brachyuran research at USC. For 10 years he also taught a course in arthropod vectors for parasitology majors, and this course eventually expanded into a course in crustacean biology, perhaps the first in the country. In addition to the ten Hancock Pacific Expeditions to Mexico and Central and South America, his brachyuran research also led to travel in Norway, Sweden, Denmark, the maritime provinces of Canada, and two expeditions to the Great Barrier Reef of Australia. He participated on the International Indian Ocean Expedition (1964) and the expeditions to Enewetak Atoll and the Marshall Islands sponsored by the Atomic Energy Commission (1957, 1959). His working visits to the great European museums took him to London, Cambridge, Leiden, Amsterdam, and Paris.

Perhaps no one's work better reflects the title of this colloquium than that of John Garth, whose long series of monographs and

shorter papers in the Allan Hancock Pacific Expeditions series laid the foundation of our modern knowledge of eastern Pacific Brachyura. It was probably John's initial exposure to island biology on the fateful 1931 Galapagos Expedition that led to his long-standing love of island faunas, and he went on to publish papers on the crabs of Clipperton Island, the Seychelles, Amirante and Caroline Islands, the Philippines, Ceylon, the Maldives, Easter Island, and Efaluk and Enewetak atolls. In addition, his long association with the large and intriguing family Xanthidae has led to a series of studies on central and west Pacific Brachyura, including numerous papers on poisonous crabs and crabs commensal with hermatypic corals.

Through John's friendship with the late L. R. Richardson of Victoria University, Wellington, a connection between New Zealand carcinologists and USC was established in the 1960's. Several of Dr. Richardson's graduate students, including John Yaldwyn (who went on to become director of the National Museum of New Zealand) and Desmond Hurley (who went on to become director of the New Zealand Oceanographic Service), became post-doctoral fellows at the Allan Hancock Foundation. John recollects that his second visit to New Zealand prompted Dr. Yaldwyn to organize a day-long meeting of all the carcinologists in the country, the first time that all 13 of them had ever met together at one time. John opened this conference with an overview of oceanic circulation in the Pacific Ocean, with emphasis on larval transport by means of ocean currents.

Beginning in 1935, John Garth held a series of appointments at USC, moving from "Assistant in Zoology" to "Full Professor" and eventually to "Chief Curator" for the Hancock Foundation. During this time he also served on the Scientific Advisory Committee of the Charles Darwin Foundation of the Galapagos Islands. During his years of professorship at USC he supervised 10 of his own graduate students, and sat on the thesis committees of an additional 36 students. His own Ph.D. offspring included, among others, Robert Menzies, J. Laurens Barnard, Jens Knudsen, Gary Brusca, Donald Bright, Roger Seapy, Manuel Murillo, John McConaugha, and Mary Wicksten. He also sponsored visits from a number of foreign carcinologists who worked in his laboratory, including Leonila Vázquez (Mexico), William Stephenson (Australia), and Hoon Soo Kim (Korea). His publication list currently exceeds 70 papers, of which 51 are on brachyuran crustaceans.

John organized a number of symposia during his years on the USC faculty, perhaps the most famous being the symposium on Biogeography of Baja California and Adjacent Seas (co-organized with Jay Savage and held in San Diego, 1959). The papers resulting from this symposium, particularly Garth's own paper on brachyuran crab zoogeography, published in *Systematic Zoology*, laid the cornerstone for all future work on Pacific Mexican biogeography.

John retired from USC and the Hancock Foundation in 1975 as Emeritus Professor of Zoology and Chief Curator. In 1987, USC honored him with the Distinguished Emeriti Award, and the same year the Lepidopterists' Society honored him with the John Adams Comstock Award. The dedication of this Colloquium volume to John is just one more small honor in a life filled with influential achievements.

R. C. Brusca
San Diego
November 1991

Contenido Contents

Proceeding No.

9 Checklist of Penaeoid and Caridean Shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific *Mary K. Wicksten and Michel E. Hendrickx*

10 Algunos Aspectos de la Biología de *Callinectes arcuatus* (Crustacea: Decapoda: Portunidae) en el Delta del Río Colorado, México *Guillermo Villareal Chávez*

11 Distribución Espacial y Consideraciones Zoogeográficas de los Crustáceos Decápodos Intermareales de las Islas del Golfo de California, México *José Luis Villalobos Hiriart, Antonio Cantú Díaz-Barriga, Ma. Dolores Valle Martínez, Patricia Flores Hernández, Enrique Lira Fernández, y Juan Carlos Nates Rodríguez*

12 Living and Fossil Populations of a Western Atlantic Barnacle, *Balanus subalbidus* Henry, 1974, in the Gulf of California Region *Robert J. Van Syoc*

13 Dimorfismo Sexual en la Langostilla, *Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860 (Crustacea: Decapoda: Galatheidae) *A. Verónica Serrano Padilla y David Aurioles Gamboa*

14 Camarones Carideos del Golfo de California VI. Alpheidae del Estuario de Mulegé y de Bahía Concepción, Baja California Sur, México (Crustacea: Caridaea) *Rubén Ríos*

15 Análisis de la Distribución de Tallas, Captura, y Esfuerzo en la Pesquería de las Langostas *Panulirus inflatus* (Bouvier, 1895) y *P. gracilis* Streets, 1871 (Decapoda: Palinuridae) en las Costas de Sinaloa, México *Raúl Pérez González, Luis Miguel Flores Campaña, y Arturo Nuñez Pastén*

16 Biotic Cognates of Eastern Boundary Conditions in the Pacific and Atlantic: Relicts of Tethys and Climatic Change *William A. Newman*

17 The Isopoda Bopyridae of the Eastern Pacific—Missing or Just Hiding? *John C. Markham*

18 The Systematic Importance of Color and Color Pattern: Evidence for Complexes of Sibling Species of Snapping Shrimp (Caridea: Alpheidae: *Alpheus*) from the Caribbean and Pacific Coasts of Panama *Nancy Knowlton and De Etta K. Mills*

19 Notas Acerca de la Distribución de los Estomatópados y Decápodos de Aguas Someras de Isla Clarión, Archipiélago, Colima, México *Jorge Luis Hernández Aguilera y Lydia Alejandra Martínez Guzmán*

20 Distribution and Zoogeographic Affinities of Decapod Crustaceans of the Gulf of California, Mexico *Michel E. Hendrickx*

21 Variación Invierno–Vernado en las Distribución por Tallas, Sexos y Densidad Promedio de la Langostilla (*Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860) en la Costa Occidental de Baja California *Evangelina Guzmán Vizcarra y David Aurioles Gamboa*

22 Systematics and Zoogeography of Eastern Pacific Stenopodidean Shrimps (Crustacea: Decapoda) *Joseph W. Goy*

23 On the Occurrence of *Thyrolambus astroides* Rathbun in the Eastern Pacific Ocean *John S. Garth*

24 The Brachyuran Crabs of the Revillagigedo Islands, Colima, Mexico, with Remarks on Insular Endemism in the Eastern Tropical Pacific *John S. Garth*

25 Notas sobre la Biología del Cangrejo Chícharo, *Tumidotheres margarita* (Smith, 1869) (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae) en el Sistema Lagunar de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México *Esteban Fernando Félix Pico*

26 Efecto de la "Barrera de las Islas" en la Distribución de los Braquiuros (Crustacea: Decapoda) en el Golfo de California *Francisco Correa Sandoval y Alberto Carvacho Bravo*

27 Crustáceos Decápodos de la Laguna Barra de Navidad, Jalisco, México *Miriam Alvarez del Castillo C., Michel E. Hendrickx, y Sergio Rodriguez C.*

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 9 1 November 1992

Checklist of Penaeoid and Caridean Shrimps (Decapoda: Penaeoidea, Caridea) from the Eastern Tropical Pacific

Mary K. Wicksten

Department of Biology, Texas A&M University, College Station, Texas 77843, U.S.A.

Michel E. Hendrickx

Estación Mazatlán, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 811, Mazatlán, Sinaloa 82000, México

ABSTRACT.—A checklist of caridean and penaeoid shrimps known to date for the eastern tropical Pacific (ETP) is presented, and totals 227 species (39 penaeoids and 188 carideans). The list, based on the literature and the authors' unpublished data, includes northern and southern species that extend significantly into the ETP as well as species found only within the ETP. The range of each species within the ETP is provided, and its presence in other regions of the world is indicated.

Of the 227 species, 177 (about 80%) are endemic to the region. Among the non-endemics, 7 species occur worldwide; 19 species occur in the Indo-West Pacific, two of which occur also in the West Atlantic and one of which occurs also in the East Atlantic; eight species are found on both sides of the Atlantic; 16 species are found only in the western Atlantic; one species lives in the southern Atlantic; one species occurs in the Indian Ocean. The family Alpheidae is the most diverse, with 77 species, followed by the Palaemonidae, with 55 species.

RESUMEN.—Se presenta una lista de los camarones carideos y peneoideos conocidos hasta la fecha para el Pacifico este tropical (PET), incluyendo 227 especies (30 Penaeoidea y 188 Caridea). Esta lista, basada en la literatura y en informaciones no publicados por los autores, contiene las especies que se encuentran solamente en el PET asi como las especies que se encuentran distribuidas al norte o al sur pero que extienden su distribución de manera significativa en el PET. Se proporcionan los limites de distribución de cada especies dentro del PET y se indica su eventual presencia en otras regiones del mundo.

Considerando las 227 especies conocidas para el PET, 177 (cerca del 80%) son endémicas de la región. Entre las especies no endémicas, 7 presentan una distribución mundial; 19 especies se encuentran en el Indo-Pacifico oeste, del los cuales dos se encuentran también en el Atlántico oeste y una en el Atlántico este; 8 especies se encuentran en ambos lados del Atlántico; 16 se encuentran solo en el Atlántico oeste; una especie vive en el Atlantico sur, y otra en el océano Indico. Con 77 especies, la familia Alpheidae es la más diversificada, seguida de la familia Palaemonidae con 55 especies.

INTRODUCTION

Caridean and/or penaeoid shrimps are present in virtually every habitat in marine or brackish waters. Carideans are most diverse in shallow tropical waters. Penaeoids are much less diverse and are usually associated with the continental shelf or slope.

Over the last 10 years, the caridean shrimp fauna of the eastern tropical Pacific (ETP) has been intensively studied. From 1970 to 1989, 52 new species were described from the ETP; of these, about 45 were added to the fauna of the region from 1980 to 1989. In contrast, the systematics of ETP penaeoids has been much more stable, with only two new species described from this region between 1970 and 1989. The shrimp fauna of waters deeper than 50 m is poorly known, with many species reported only from a few specimens or from collections made prior to 1900. See Wicksten (1989c) for an account of species deeper than 50 m.

The ETP encompasses diverse habitats: coral reefs, rocky cliffs, tidepools, boulder zones, beds of algae and sea grasses, mangroves, mud flats, intertidal and shallow subtidal sandy areas, and volcanic seeps in deeper areas. These habitats support a high number of shrimp species.

At present, 29 species of penaeoid and 188 species of caridean shrimps are reported from the ETP. The eastern Pacific stenopodidean shrimps are discussed by Goy (this volume). Among the penaeoids the family Penaeidae is most diverse, while among the carideans the Alpheidae and Palaemonidae achieve the greatest diversity. These families also predominate in other tropical areas. Interestingly, roughly similar numbers of species of penaeoids and carideans have been reported from the West Indies and the Gulf of Mexico: 37 species of penaeoids (Chace 1972, Roberts and Pequegnat 1970), 200 species of carideans (Chace 1972, Pequegnat 1970). In contrast, in the tropical Indo-Pacific region these groups are vastly more diverse. Banner and Banner (1982), for example, reported 78 species of *Alpheus* from Australia alone, and Chace

(1985) cited 43 species of Pandalidae for the Philippines and central Indonesia.

We provide the following list in hopes that it will aid researchers trying to identify species and compare zoogeographic distributions.

METHODS

The list presented herein includes records compiled from the literature and our own notes through 1990. Records of carideans from western Colombia are based on specimens sent by Gabriel Ramos, Universidad del Valle. Only benthic species or those that usually live on the bottom are included. A checklist of the pelagic shrimps of the entire east Pacific was prepared by Hendrickx and Estrada-Navarrete (1989). Our list includes species from all depths. Although we emphasized marine species, the river shrimps (*Macrobrachium* spp.) are included because it is difficult to separate those occurring in brackish water from those occurring exclusively in fresh water. Species of the family Atyidae are excluded, as they inhabit primarily fresh water. The area covered extends from the central west coast of Baja California, Mexico (about 25° N), to northern Peru (about 7° S) and includes the entire Gulf of California.

In the list, we follow the conservative familial classification presented by Bowman and Abele (1982) rather than recent revisions by Bruce (1986) and Christoffersen (1987, 1989a, b). Although these newer systems have merit, they have not yet received widespread acceptance.

Many of the records in the checklist were derived from the accounts of the collections of the steamer *Albatross* from Mexico to the Galapagos (Faxon 1893, 1895), the work by Méndez (1981) on the shrimp of Peru, the works on carideans of the Gulf of California, benthic offshore decapods of the eastern Pacific, and shrimps of the Galapagos Islands by Wicksten (1983, 1989c, in press); and the account of Kim and Abele (1989) on the decapods of Panama. The citations of species descriptions included in these works do not appear in our literature cited but can be found easily by reference to these regional accounts. We include citations for ranges included neither in these works nor in any other systematic accounts.

Synonyms, citations of original descriptions, and further discussion of the species of the Alpheidae, Hippolytidae, Palaemonidae, and Pandalidae can be found in the works of Kim and Abele (1988), Wicksten (1989b, 1990) Holthuis (1951, 1952), and Hendrickx and Wicksten (1989). Pérez Farfante (1985) published an extensive account of the species of *Sicyonia*. The nomenclature of the Alpheidae is likely to change because of recognition of synonyms, lack of consensus on the taxonomy, and non-verification of species identifications of earlier studies. Aspects of the systematics of the genus *Alpheus* and related shrimps are presented by Ríos and Knowlton and Mills in this volume.

Species are grouped by family, with families alphabetized within the Dendrobranchiata and Caridea. Within each family, genera and species are in alphabetic order. We have not included undescribed or provisionally identified species.

We could not check all of the records for misidentifications, newer synonyms, or other problems. We consider eastern Pacific–Caribbean geminate pairs to belong to separate species, that is, *Latreutes antiborealis* is considered the eastern Pacific relative of *L. parvulus* from the warm-temperate Atlantic and Caribbean, *Thor algicola* is considered separate from *T. manningi*, etc. We have listed every species of *Alpheus* reported from the eastern Pacific regardless of possible synonyms or taxonomic changes because no one has reexamined specimens that were identified prior to the publication of the work of Kim and Abele (1988). We list subspecies of *Synalpheus* separately.

If the range was given in the original species description and has not been revised since, the source is the original citation. If the range has been mentioned by a later author, that author's citation is given at the end of the range. We attempted to be as precise as possible in describing ranges, but some authors gave locations such as "Gulf of California," in which case we list the range in quotation marks. Names of geographic features are given in English for consistency.

Many species in the checklist are known from isolated localities that may not appear on regional maps. We have attempted to describe the location as precisely as possible, but in some cases the names of the collection sites are known only to local people and cannot easily be traced. Maps of many collection sites appear in the accounts of the Allan Hancock Pacific Expeditions (Fraser 1943).

For species with ranges that extend beyond the eastern Pacific, we use the following abbreviations for general geographic distribution: W-ATL, West Atlantic; E-ATL, East Atlantic; ATL, East and West Atlantic; PAC, Pacific Ocean; I-PAC, Indo-Pacific; I, Indian Ocean; WW, world-wide (including circumtropical or cosmopolitan species).

RESULTS

In the following list, species are grouped within their respective families and numbered 1 to 227. Numbers of species in each family are summarized in Table 1.

The ETP penaeoid and caridean shrimps demonstrate a very high degree of endemism. Indeed, as many as 177 species (about 80%) are found exclusively in this region. The remaining 50 species are distributed as follows: worldwide, seven species; Indo-West Pacific, 19 species, including two species (*Automate dolichognatha* and *Thor amboinensis*) also found in the western Atlantic and one (*Alpheus sulcatus*) recorded in the east Atlantic; western and eastern Atlantic, eight species; west Atlantic only, 16 species (representing 32% of the non-endemics); one species (*Pandalopsis ampla*) also occurs in the southwest Atlantic and one species (*Haliporus thetis*) is also found in the eastern Indian Ocean (see Table 2).

DENDROBRANCHIATA Bate, 1888

PENAEOIDEA Rafinesque, 1815

ARISTAEIDAE Wood-Mason, 1891

1. *Aristeus occidentalis* Faxon, 1893
   Off Marchena Island, Galapagos Islands.
2. *Benthesicymus altus* Bate, 1881
   San Nicolas Island, California, U.S.A., to Galapagos Islands; WW: off Maldive and Comoro islands, Japan to Fiji, South Atlantic off Tristan da Cunha (Kikuchi and Nemoto 1991).
3. *Benthesicymus tanneri* Faxon, 1893
   San Diego, California, U.S.A., to Banco de Mancora, Peru (Méndez 1981).
4. *Hemipenaeus triton* Faxon, 1893
   Off Port Utria, Colombia to off Santa Elena Bay, Ecuador.

PENAEIDAE Rafinesque, 1815

5. *Metapenaeopsis beebei* (Burkenroad, 1938)
   San Marcial Point and Cape Tepoca, Gulf of California, to Gulf of Panama (Hendrickx, 1990c).
6. *Metapenaeopsis kishinouyei* (Rathbun, 1902)
   Off Baja California, Clarion Island, Clipperton Island, Galapagos Islands (Chace 1937, 1962).

TABLE 1. Number of species of benthic shrimp (Penaeoidea and Caridea) found in the eastern tropical Pacific, by family.

Family	Number of species
Penaeoidea	
Aristeidae	4
Penaeidae	16
Sicyonidae	12
Solenoceridae	7
Caridea	
Alpheidae	77
Bresiliidae	3
Crangonidae	7
Glyphocrangonidae	5
Hippolytidae	17
Nematocarcinidae	2
Ogyrididae	2
Palaemonidae	55
Pandalidae	9
Pasiphaeidae	1
Processidae	6
Rhynchocinetidae	1

7. *Metapenaeopsis mineri* Burkenroad, 1934
Magdalena Bay, Baja California, Mexico, and throughout Gulf of California (Hendrickx, 1990c).
8. *Parapenaeopsis balli* Burkenroad, 1934
Banderas Bay, Jalisco, Mexico, to Acajutla, El Salvador (Pérez Farfante and Boothe 1986).
9. *Penaeus (Farfantepenaeus) brevirostris* Kingsley, 1878
Northern Sinaloa, Mexico, to Cape Blanco, Peru; Galapagos Islands (Hendrickx 1986).
10. *Penaeus (Farfantepenaeus) californiensis* Holmes, 1900
San Francisco, California, U.S.A., and south, including Gulf of California, to Callao, Peru; Galapagos Islands (Hendrickx 1986).
11. *Penaeus (Litopenaeus) occidentalis* Streets, 1871
Gulf of Tehuantepec, Mexico, to Lobos de Tierra Islands, Peru; Galapagos Islands (Méndez 1981, Pérez Farfante 1988).
12. *Penaeus (Litopenaeus) stylirostris* Stimpson, 1874
Abreojos Point, Baja California, Mexico, and throughout Gulf of California to Paita, Peru (Méndez 1981, Pérez Farfante 1988).
13. *Penaeus (Litopenaeus) vannamei* Boone, 1931
Extreme northern Gulf of California to Tumbes, Peru (Méndez 1981, Hendrickx 1986).
14. *Protrachypene precipua* Burkenroad, 1934
"El Salvador" to Tumbes, Peru (Méndez 1981, Pérez Farfante 1988).
15. *Trachypenaeus brevisuturae* Burkenroad, 1934
Arenas Point and Cape San Lucas, Baja California; Santa Maria Bay, Sinaloa, Mexico, to Tumbes, Peru (Méndez 1981, Hendrickx, 1990c).
16. *Trachypenaeus byrdi* Burkenroad, 1934
"Mexico" to Paita, Peru (Méndez 1981, Pérez Farfante 1988).
17. *Trachypenaeus faoe* Obarrio, 1954
Altamura Island, Sinaloa, Mexico, to Gulf of Guayaquil, Ecuador (Méndez 1981, Pérez Farfante 1988).
18. *Trachypenaeus fuscina* Pérez Farfante, 1971
Gulf of Tehuantepec, Mexico, to Paita, Peru (Méndez 1981, Pérez Farfante 1988).
19. *Trachypenaeus pacificus* Burkenroad, 1934
Cape San Quintin, Baja California, Mexico, and throughout Gulf of California to Huacho, Peru (Méndez 1981, Pérez Farfante 1988).

TABLE 2. Benthic shrimps (Penaeoidea and Caridea) occurring in the eastern tropical Pacific and also in one or more other regions of the world.

Worldwide
Alpheus paracrinitus
Benthesicymus altus
Brachycarpus biunguiculatus
Gnathophylloides mineri
Metalpheus rostratipes
Nematocarcinus ensifer
West Atlantic
Alpheus armillatus
Alpheus heterochaelis
Alpheus normanni
Alpheus schmitti
Hippolyte zostericola
Leander paulensis
Leptochela serratorbita
Lysmata intermedia
Ogyrides alphaerostris
Pandalopsis ampla
Pontonia margarita
Salmoneus ortmanni
Sicyonia brevirostris
Sycionia laevigata
Synalpheus fritzmuelleri
Typton tortugae
East and West Atlantic
Alpheus bouvieri
Alpheus cristulifrons
Alpheus cylindricus
Alpheus floridanus
Alpheus malleator
Alpheus websteri
Trachycaris restrictus
Indian Ocean
Haliporus tethis
West/Central Pacific
Neoalpheopsis euryone
Processa hawaiensis
Indo-West Pacific
Allopontonia iaini
Alpheus leviusculus
Alpheus lottini
Alpheus pacificus
Alpheus splendidus
Fennera chacei
Harpiliopsis depressa
Hymenocera picta
Lysmata trisetacea
Periclimenes soror
Processa aequimana
Synalpheus biunguiculatus
Synalpheus charon
Synalpheus nobilii
Thor spinosus
Indo-West Pacific and East Atlantic
Alpheus sulcatus
Indo-West Pacific and West Atlantic
Automate dolichognatha
Thor amboinensis

20. *Xiphopenaeus riveti* Bouvier, 1907
Off Point Piaxtla, Sinaloa, Mexico to Paita, Peru (Méndez 1981, Hendrickx 1986 and unpublished records).

SICYONIDAE Ortmann, 1898

21. *Sicyonia affinis* Faxon, 1893
Southeastern Gulf of California to Paita, Peru; Cocos Island, Malpelo Island (Hendrickx 1984).
22. *Sicyonia aliaffinis* (Burkenroad, 1934)
Santa Margarita Island, Baja California, Mexico, and Gulf of California, to Sechura Bay, Peru (Hendrickx 1984).
23. *Sicyonia brevirostris* Stimpson, 1874
Off Colima and Chiapas, Mexico; W-ATL from Norfolk, Virginia, U.S.A., to Isla Contoy, Yucatan, Mexico (Pérez Farfante 1985, 1988).
24. *Sicyonia disdorsalis* (Burkenroad, 1934)
Central coast of Sonora, Mexico, and Gulf of California to Pisco, Peru (Pérez Farfante 1985, 1988).
25. *Sicyonia disedwardsi* (Burkenroad, 1934)
Santa Margarita Island, Baja California, Mexico, and Gulf of California to northwest of Point Caracoles, Darien, Panama (Pérez Farfante 1985).
26. *Sicyonia disparri* (Burkenroad, 1934)
San Luis Gonzaga Bay, Baja California, to Santa Magdalena Island, Tres Marias Islands, Nayarit, Mexico (Pérez Farfante 1985).
27. *Sicyonia ingentis* (Burkenroad, 1938)
Monterey Bay, California, U.S.A., to near Mazatlan, Sinaloa, and Maria Madre Island, Nayarit, Mexico (Hendrickx and van der Heiden 1983, Pérez Farfante 1988).
28. *Sicyonia laevigata* Stimpson, 1871
Mazatlan, Sinaloa, Mexico, to Point Paitilla, Panama; W-ATL from Cape Hatteras, North Carolina, U.S.A., to Anse de Zimbros, Santa Catarina, Brazil, including the Antilles (Pérez Farfante 1985).
29. *Sicyonia martini* Pérez Farfante and Boothe, 1981
Santa Margarita Island, Baja California, Mexico; Gulf of California south of Tiburon Island, Sonora, to southwest of Point Ana Maria, Panama (Pérez Farfante 1985).
30. *Sicyonia mixta* Burkenroad, 1946
Almejas Bay, Baja California, Mexico, to off Puerto de Eten, Peru (Pérez Farfante 1985).
31. *Sicyonia penicillata* Lockington, 1879
Southwest of Point Canoas, Baja California Norte, to San Lucas Bay, Baja California Sur, Mexico; northern end of Concepcion Bay and northern Sinaloa, Gulf of California; off Puntarenas, Costa Rica (Pérez Farfante 1985).
32. *Sicyonia picta* Faxon, 1893
Magdalena Bay, Baja California, Mexico; throughout Gulf of California to Lobos de Afuera Islands, Peru (Pérez Farfante 1985).

SOLENOCERIDAE Wood-Mason, 1891

33. *Haliporoides diomedeae* (Faxon, 1893)
Azuero Peninsula, Panama, to Talcahuamo, Chile (Pérez Farfante 1977).
34. *Haliporus thetis* (Faxon, 1893)
Acapulco, Mexico, to Galapagos Islands (Faxon 1893); I: northwest of Madagascar (Crosnier 1985).
35. *Hymenopenaeus doris* (Faxon, 1893)
Point Chivato, Gulf of California, to off Guanape, Peru (Pérez Farfante 1977, Méndez 1981).
36. *Hymenopenaeus nereus* (Faxon, 1893)
Off Costa Rica to north of Point Galera, Ecuador; Galapagos Islands (Méndez 1981).
37. *Solenocera agassizi* Faxon, 1893
Off Cape Blanco, Costa Rica, to Lobos de Afuera Island, Peru (Pérez Farfante 1988).
38. *Solenocera florea* Burkenroad, 1938
Todos Santos Bay, Baja California, Mexico; southern Gulf of California (Altamura Island and Gorda Bank) to southwest of Pimentel, Peru (Méndez 1981, Pérez Farfante 1988).
39. *Solenocera mutator* Burkenroad, 1983
Off Santa Barbara Point, California, U.S.A., and throughout Gulf of California to Lobos de Tierra Islands, Peru (Hendrickx, 1990c, Wicksten 1988).

PLEOCYEMATA Burkenroad, 1963

CARIDEA Dana, 1852

40. *Alpheopsis cortesiana* Wicksten and Hendrickx, 1986
Off Rio Fuerte and Mazatlan, Sinaloa, Mexico.
41. *Alpheus aequus* Kim and Abele, 1988
Playa Blancas, Costa Rica; Santa Fe Island, Galapagos Islands.
42. *Alpheus antepaenultimus* Kim and Abele, 1988
Golfito, Costa Rica, to Punta Paitilla, Panama.
43. *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837
Magdalena Bay, Baja California, Mexico, and Gulf of California to Acajutla, El Salvador (Wicksten 1983); W-ATL from North Carolina, U.S.A., to Cananeia, Brazil (Chace 1972).
44. *Alpheus bellimanus* Lockington, 1877
Monterey, California, U.S.A., to "Chile" (including Gulf of California), Socorro and Clarion islands, Mexico (Kim and Abele 1988).
45. *Alpheus bouvieri* A. Milne Edwards, 1878
Salinas Bay, Costa Rica, to Cape San Francisco, Ecuador: ATL from Bermuda to north of Rio Grande do Sul, Brazil; Ascension Island; Cape Verde Islands to Congo (Kim and Abele 1988).
46. *Alpheus canalis* Kim and Abele, 1988
Tiburon Island, Gulf of California, to Cabita Island, Colombia and Galapagos Islands (Villalobos Hiriart et al. 1989).
47. *Alpheus chilensis* Coutière, 1902
Galapagos Islands, Zorritos, Peru, to Llanquihue, Chile (Méndez 1981).
48. *Alpheus colombiensis* Wicksten, 1988b
Malaga Bay, western Colombia.
49. *Alpheus cristulifrons* Rathbun, 1900
Puerto Escondido, Gulf of California, to Taboga, Panama (Wicksten 1983, Kim and Abele 1988); ATL from Dry Tortugas to Yucatan Peninsula including Gulf of Mexico; São Tomé and Principe (Wicksten 1983).
50. *Alpheus cylindricus* Kingsley, 1878
San Gabriel Bay, Espiritu Santo Island, Gulf of California, to Gorgona Island, Colombia; Galapagos Islands; ATL from Bimini, Bahamas, to Bahia, Brazil; Principe, São Tomé, and Annobon islands (Kim and Abele 1988).
51. *Alpheus distinctus* Kim and Abele, 1988
Point Paitilla and Panama City, Panama.
52. *Alpheus exilis* Kim and Abele, 1988
Escondido Bay, Carmen Island, Gulf of California; Sullivan Bay, San Salvador Island, Galapagos.
53. *Alpheus fasciatus* Lockington, 1878
Puerto Escondido, Gulf of California.
54. *Alpheus felgenhaueri* Kim and Abele, 1988
Raza Island, Baja California, and north of Guaymas, Gulf of California; Isabel Island, Sinaloa, Mexico (Villalobos-Hiriart et al. 1989).
55. *Alpheus firmus* Kim and Abele, 1988
Miraflores Locks and Point Paitilla, Panama.
56. *Alpheus floridanus* Kingsley, 1878
Off Willard Point, Gonzaga Bay, Gulf of California, to Cape San Francisco, Ecuador (Wicksten 1983, Kim and Abele 1988);

ATL from Gulf of Mexico to Bahia State, Brazil; Guinea to Congo (Wicksten 1983).

57. *Alpheus galapagensis* Sivertsen, 1933
Post Office Bay, Floreana Island, Galapagos.
58. *Alpheus grahami* Abele, 1975
San Gabriel Bay, Espiritu Santo Island, Gulf of California, to Malpelo Island, Colombia (Wicksten 1983).
59. *Alpheus hamus* Kim and Abele, 1988
Golfito, Costa Rica; west side of Panama Canal (Kim and Abele 1988).
60. *Alpheus hebes* Kim and Abele, 1988
Ensenada de San Francisco, Sonora, Gulf of California, to Galapagos (Kim and Abele 1988).
61. *Alpheus heterochaelis* Say, 1818
Tres Marias Islands, Nayarit, Mexico, to Ecuador (Rathbun 1910, Hernández Aguilera et al. 1986); W-ATL from Chesapeake Bay, U.S.A., to São Paulo, Brazil (Williams 1984).
62. *Alpheus hoonsooi* Kim and Abele, 1988
Gorgona Island, Colombia; Galapagos Islands.
63. *Alpheus hyeyoungae* Kim and Abele, 1988
Tiburon Island, Gulf of California, to Perlas Islands, Panama (Villalobos-Hiriart et al. 1989).
64. *Alpheus inca* Wicksten and Méndez, 1981
Gordon Rocks, Santa Cruz Island, Galapagos, to Valparaiso Province, Chile (Wicksten and Méndez 1981, Wicksten in press, Kim and Abele 1988).
65. *Alpheus latus* Kim and Abele, 1988
West side of Panama Canal, Panama.
66. *Alpheus leviusculus* Dana, 1852
Agua Verde Bay, Gulf of California, to Galapagos (Wicksten 1983); I-WP from Wake and Canton islands (Banner and Banner 1964).
67. *Alpheus longiquus* Kim and Abele, 1988
Agua Verde Bay, Gulf of California, to Galapagos Islands.
68. *Alpheus lottini* Guérin-Méneville, 1829
San Jose Island and Rincon de Guayabitos, Nayarit, Gulf of California, to Galapagos (Wicksten 1983, unpublished records, Kim and Abele 1988; Villalobos-Hiriart et al. 1989); I-WP from Red Sea to South Africa, across Indian Ocean and tropical Pacific to Hawaii (Wicksten 1983).
69. *Alpheus malleator* Dana, 1852
Pulmo Bay, Gulf of California, to Galapagos Islands (Steinbeck and Ricketts 1941, Wicksten 1983); ATL from Puerto Rico to state of São Paulo, Brazil; Senegal to Congo (Wicksten 1983).
70. *Alpheus martini* Kim and Abele, 1988
Whorehouse Reef to Punta Paitilla, Panama.
71. *Alpheus mazatlanicus* Wicksten, 1983
San Carlos Estero, Sonora, Mexico, to Malaga Bay, Colombia (Hendrickx and Wicksten 1987, Gabriel Ramos pers. comm.)
72. *Alpheus normanni* Kingsley, 1878
Cholla Bay, Sonora, Gulf of California, to Galapagos Islands; W-ATL from Virginia, U.S.A., and Bermuda to Yucatan Peninsula, Mexico (Wicksten 1983, Kim and Abele 1988).
73. *Alpheus pacificus* Dana, 1852
"Gulf of California" to Galapagos Islands (Hernández-Aguilera et al. 1986, Kim and Abele 1988); I-WP from Red Sea to Madagascar and Hawaii (Kim and Abele 1988).
74. *Alpheus panamensis* Kingsley, 1878
Playa del Coco, Guanacaste Province, Costa Rica, to "Peruvian Sea" (Kim and Abele 1988).
75. *Alpheus paracrinitus* Miers, 1881
Agua Verde Bay, Gulf of California, to Galapagos Islands; WW from West Africa, Bermuda to Tobago, Indian Ocean, tropical Indo-West Pacific to Hawaii (Wicksten 1983, Kim and Abele 1988).
76. *Alpheus rectus* Kim and Abele, 1988
South of Partida Island, Gulf of California; Honda Bay, Panama.
77. *Alpheus rostratus* Kim and Abele, 1988
San Gabriel Bay, Espiritu Santo Island, Gulf of California, to Galapagos Islands.
78. *Alpheus saxidomus* Holthuis, 1980
Tamarindo Beach, Nicoya Peninsula, Costa Rica (Holthuis 1980); Octavia Bay, Malaga Bay, Gorgona Island, Colombia (M. Wicksten unpublished records; Gabriel Ramos pers. comm.); Galapagos Islands (Wicksten in press).
79. *Alpheus schmitti* Chace, 1972
Point Chile to Point Tiburon, Sinaloa, Mexico; W-ATL from Florida Keys, U.S.A., to Tobago (Wicksten 1983).
80. *Alpheus scopulus* Kim and Abele, 1988
Casa de Puntas Reef to Paitilla Point, Panama; Galapagos Islands.
81. *Alpheus spinicaudatus* Lockington, 1878
Puerto Escondido, Mulege Bay, Gulf of California.
82. *Alpheus splendidus* Coutière, 1897
San Carlos, Sonora, Gulf of California; I-WP from Red Sea to Hong Kong (Wicksten and Hendrickx 1985).
83. *Alpheus sulcatus* Kingsley, 1878
Magdalena Bay, Baja California; San Esteban Island, Sonora, Gulf of California, to Lobos de Tierra Island, Peru; E-ATL and I-WP from São Tomé and Congo; East and South Africa, Red Sea to Society Islands (Wicksten 1983).
84. *Alpheus tenuis* Kim and Abele, 1988
Tiburon Island, Sonora, Gulf of California; Farfan Beach, Whorehouse Reef, and Venado Beach Spit, Panama (Villalobos-Hiriart et al. 1989).
85. *Alpheus umbo* Kim and Abele, 1988
Puerto Refugio, Angel de la Guardia Island, Gulf of California, to Port Utria, Colombia.
86. *Alpheus utriensis* Ramos and Von Prahl, 1989
Utria Sound, Colombia.
87. *Alpheus villus* Kim and Abele, 1988
Angeles Bay and Tiburon Island, Gulf of California; Cocos Island; Secas Island, Panama (Kim and Abele 1988, Villalobos-Hiriart et al. 1989).
88. *Alpheus websteri* Kingsley, 1880
Morro Colorado, Sonora, Gulf of California, to Galapagos (Wicksten and Hendrickx 1985); ATL from São Tomé and Bahamas to Yucatan Peninsula (Wicksten 1983).
89. *Alpheus wickstenae* Christoffersen and Ramos, 1987
Malaga Bay, Colombia.
90. *Automate dolichognatha* de Man, 1888
Off Church Rock, Santa Catalina Island, California, U.S.A. (Wicksten 1984b), Percebu Lagoon, Baja California, and Espiritu Santo Island, Gulf of California, to Galapagos Islands and Peru (Ríos and Carvacho 1988, Villalobos-Hiriart et al. 1989); W-ATL and I-WP from North Carolina, U.S.A., to Yucatan Peninsula; Ascension Island; Red Sea to Samoa (Wicksten 1983, Manning and Chace 1990).
91. *Automate rugosa* Coutière, 1900
Cedros Island, Baja California, to Point Piaxtla, Sinaloa, Mexico; Panama (Wicksten 1983).
92. *Betaeus longidactylus* Lockington, 1877
Elkhorn Slough, Monterey County, California, U.S.A., to Tepoca Bay, Gulf of California (Hart 1964).
93. *Leptalpheus mexicanus* Ríos and Carvacho, 1983
Mulege River, Baja California Sur, Gulf of California, to Malaga Bay, western Colombia (Ríos and Carvacho 1983, Gabriel Ramos pers. comm.)
94. *Metalpheus rostratipes* Pocock, 1890

Clipperton Island; WW from Madagascar to Hawaii, Fernando de Noronha, Ascension Island, and Gulf of Guinea (Banner and Banner 1982, Manning and Chace 1990).

95. *Neoalpheopsis euryone* (de Man, 1910)
Concepcion Bay, Gulf of California, Galapagos; WW from Bonaire, Bermuda, Ascension, Indonesia, Philippines, Hawaii (Wicksten 1983, Manning and Chace 1990).
96. *Pomagnathus corallinus* Chace, 1937
Cerralvo Island, Gulf of California; Clarion, Clipperton and Malpelo Islands; to Galapagos (Wicksten 1983).
97. *Salmoneus ortmanni* (Rankin, 1898)
Tiburon Island and Concepcion Bay, Gulf of California, to Galapagos (Villalobos-Hiriart et al. 1989, Wicksten in press); W-ATL from Bermuda, Bahamas, and Yucatan Peninsula (Chace 1972).
98. *Salmoneus serratidigitus* (Coutière, 1896)
Cape San Lucas, Gulf of California (Wicksten 1983).
99. *Synalpheus apioceros sanjosei* Coutière, 1909
Guaymas, Sonora, Gulf of California, to Gulf of Nicoya, Costa Rica (Wicksten 1983).
100. *Synalpheus arostris* Wicksten, 1989d
Malaga Bay, Colombia.
101. *Synalpheus bannerorum* Abele, 1975
Malpelo Island, Colombia.
102. *Synalpheus biunguiculatus* (Stimpson, 1860)
Guaymas, Sonora, Gulf of California, to Colombia; Clarion, Clipperton, and Malpelo Islands; I-WP: Hawaii (Abele 1975, Wicksten 1983).
103. *Synalpheus charon* Heller, 1861
Cerralvo Island, Gulf of California, to Malpelo Island, Colombia; Clarion and Clipperton Islands; I-WP from Red Sea to Hawaii (Abele 1975, Wicksten 1983, Villalobos-Hiriart et al. 1989).
104. *Synalpheus digueti* Coutière, 1909
Tiburon Island, Gulf of California, to Galapagos Islands (Wicksten 1983, Villalobos-Hiriart et al. 1989).
105. *Synalpheus fritzmuelleri* Coutière, 1909
Tres Marias Islands, Nayarit, Mexico (Hernández-Aguilera et al. 1986); W-ATL from North Carolina, U.S.A., to state of Santa Catarina, Brazil; Ascension, St. Paul's Rocks, and St. Helena Island (Williams 1984, Manning and Chace 1990).
106. *Synalpheus goodei occidentalis* Coutière, 1909
Concepcion Bay, Agua Verde Bay, Gulf of San Jose, and Angel de la Guardia Island, Gulf of California (Wicksten 1983).
107. *Synalpheus lockingtoni* Coutière, 1909
Santa Cruz, Santa Cruz County, California, U.S.A., to Zihuatanejo, Guerrero, Mexico (Wicksten 1983, 1984b).
108. *Synalpheus nobilii* Coutière, 1909
Alijos Rocks, Baja California Sur, Mexico, and Catalina Bay, Sonora, Gulf of California, to Galapagos Islands; Clarion, Clipperton, and Malpelo Islands (Wicksten 1983, unpublished records); I-WP from Indonesia (Banner and Banner 1985).
109. *Synalpheus paulsonoides* Coutière, 1909
San Francisco Island, San Ignacio Island, San Jose Island, and Puerto Escondido, Gulf of California (Wicksten 1983).
110. *Synalpheus recessus* Abele and Kim, 1989
Miraflores Locks, Panama.
111. *Synalpheus sanlucasi* Coutière, 1909
Cape San Lucas and Arena Banks, Baja California Sur, and Tenacatita Bay, Colima, Mexico; Pearl Islands, Panama (Abele and Patton 1976, Wicksten 1983).
112. *Synalpheus spinifrons* (H. Milne-Edwards, 1837)
Lobos de Tierra Islands, Peru, to Iquique, Chile (Méndez 1981).
113. *Synalpheus superus* Abele and Kim 1989
Miraflores Locks, Panama.
114. *Synalpheus townsendi mexicanus* Coutière, 1909
Alijos Rocks, Baja California, Mexico; Angel de la Guardia Island and southward in Gulf of California (Wicksten 1983, unpublished records, Villalobos-Hiriart et al. 1989).
115. *Synalpheus townsendi peruvianus* Rathbun, 1910
Matapalo, Peru (Méndez 1981).
116. *Synalpheus* aff. *S. herricki* Coutière, 1909
Arena Bank, Gulf of California (Chace 1937, Dardeau 1984).

BRESILIIDAE Calman, 1896

117. *Alvinocaris lusca* Williams and Chace, 1982
Galapagos Rift Zone.
118. *Discias serrifer* Rathbun, 1902
Galapagos Islands, Juan Fernandez Islands (Kensley 1983).
119. *Encantada spinoculata* Wicksten, 1989a
Beagle Island, Galapagos Islands.

CRANGONIDAE Haworth, 1825

120. *Mesocrangon munitella* (Walker, 1898)
Queen Charlotte Sound, British Columbia, Canada, to Thurloe Head and Guadalupe Island, Baja California Norte, Mexico; San Francisquito Bay, Carmen Island, and Tiburon Island, Gulf of California (Wicksten 1980, 1983, M.E. Hendrickx, unpublished records).
121. *Metacrangon procax* (Faxon, 1893)
"Gulf of California" to off Atico, Peru (Méndez 1981).
122. *Neocrangon zacae* (Chace, 1937)
Monterey Bay, California, U.S.A., to Cedros Island, Baja California Norte, Mexico; off Gonzaga Bay, Gulf of California, Mexico; Clarion Island; north of Gorgona Island, Colombia (Wicksten 1980, Scripps Institution of Oceanography unpublished records).
123. *Paracrangon areolata* Faxon, 1893
Off Tres Marias Islands, Nayarit, Mexico, to Mancora Bank, Peru (Méndez 1981).
124. *Philocheras lapillus* Wicksten, 1989d
Galapagos Islands.
125. *Pontophilus gracilis occidentalis* Faxon, 1893
Off San Clemente Island, California, U.S.A., to northern Chile (Wicksten 1977, Méndez 1981, Chace 1984).
126. *Sclerocrangon atrox* Faxon, 1893
Near Tres Marias Islands, Nayarit, Mexico, to off Mollendo, Peru (Méndez 1981).

GLYPHOCRANGONIDAE Smith, 1884

127. *Glyphocrangon alata* Faxon, 1893
Off Acapulco, Guerrero, Mexico, to off Valparaiso, Chile (Méndez 1981).
128. *Glyphocrangon loricata* Faxon, 1895
Off Galapagos Islands to off Tumbes, Peru (Méndez 1981).
129. *Glyphocrangon sicaria* Faxon, 1893
South of Punta Guiones, Costa Rica, to Gulf of Panama (Wicksten 1979).
130. *Glyphocrangon spinulosa* Faxon, 1893
Cortez Basin, southern California, U.S.A., to off Mariato Point, Panama (Wicksten 1979).
131. *Glyphocrangon vicaria* Faxon, 1893
San Clemente Basin, southern California, U.S.A., to Galapagos Islands (Wicksten 1979).

GNATHOPHYLLIDAE Dana, 1852

132. *Gnathophylloides mineri* Schmitt, 1933
Malpelo Island; WW from southeastern florida, Caribbean Sea and Yucatan; Zanzibar, Seychelles Islands; Hawaii (Abele 1975, Wicksten 1989b).
133. *Gnathophyllum panamense* Faxon, 1893
Cabeza Ballena, Baja California Sur, Mexico, and Gulf of California to Galapagos Islands (Wicksten 1983).
134. *Hymenocera picta* Dana, 1852
Taboga Island, Panama (Mortensen 1918); Gorgona Island, Colombia (Gabriel Ramos, pers. comm.); 1-WP from Red Sea to Hawaii (Tinker 1965).

HIPPOLYTIDAE Dana, 1852

135. *Eualus lineatus* Wicksten and Butler, 1983
Sitka, Alaska, U.S.A., to Todos Santos Bay, Baja California Norte, Mexico; Espiritu Santo Island, Gulf of California, Mexico (Wicksten 1983, 1988a).
136. *Heptacarpus palpator* (Owen, 1839)
Monterey, Monterey County, California, U.S.A., to Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico; Espiritu Santo Island, Gulf of California, Mexico (Wicksten 1986).
137. *Heptacarpus yaldwyni* Wicksten, 1984a
Off Salina Cruz, Oaxaca, Mexico.
138. *Hippolyte californiensis* Holmes, 1895
Sitka, Alaska, to San Diego, California, U.S.A.; San Carlos Bay, Sonora; Angeles Bay, Gulf of California, Mexico. (Wicksten, 1983)
139. *Hippolyte williamsi* Schmitt, 1924
Puerto Peñasco, Sonora, Gulf of California, Mexico, to Mejillones Bay, Chile; Galapagos Islands (Wicksten 1983).
140. *Hippolyte zostericola* (Smith, 1873)
San Antonio, Municipio de Robles, Tumaco, western Colombia; W-ATL from Massachusetts, U.S.A., to Ceara, Brazil (Wicksten 1989e).
141. *Latreutes antiborealis* Holthuis, 1952
Santa Maria Bay, Baja California Sur; Puerto Peñasco, Sonora, Gulf of California, to San Antonio Channel, Chile (Wicksten 1983).
142. *Lebbeus vicinus montereyensis* Wicksten and Méndez, 1982
Monterey Submarine Canyon, Monterey Bay, California, U.S.A. to "Gulf of California."
143. *Lebbeus washingtonianus* (Rathbun, 1902)
Queen Charlotte Islands, British Columbia, Canada, to Jasper Seamount, off Baja California Norte, Mexico; Guaymas Basin, Gulf of California (Wicksten and Méndez 1982, Scripps Institution of Oceanography unpublished records).
144. *Lysmata californica* (Stimpson, 1866)
Tomales Bay, California, U.S.A., to Galapagos Islands (including Gulf of California) (Wicksten 1983, in press).
145. *Lysmata galapagensis* Schmitt, 1924
Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico; Guaymas, Sonora, Gulf of California, to Galapagos Islands (Wicksten 1983).
146. *Lysmata intermedia* Kingsley, 1878
Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico; Guaymas, Sonora, Gulf of California, to Puerto Pizarro, Tumbes, Peru; ATL from Azores and Bermuda to Rio Grande do Norte, Brazil; Ascension (Wicksten 1983, Wicksten and Méndez 1983, Manning and Chace 1990).
147. *Lysmata trisetacea* (Heller, 1861)
South of Point Arena, Espiritu Santo Island, Gulf of California; Clarion, Socorro, Clipperton, and Malpelo islands; 1-WP from Red Sea to Hawaiian Islands (Wicksten 1983).
148. *Thor algicola* Wicksten, 1987
Puerto Peñasco, Sonora, Gulf of California, to Piñas Bay, Panama.
149. *Thor amboinensis* (de Man, 1888)
Pearl Islands, Panama (Abele and Patton 1976); Cocos Island (Wicksten 1990); 1-WP from Bay of Bengal, Indonesia, and Caroline Islands; W-ATL from Florida Keys to Yucatan (Chace 1972).
150. *Thor spinosus* Boone, 1935
San Lorenzo Channel, Gulf of California; 1-WP from Kenya to Japan and Hawaii (Wicksten 1983).
151. *Trachycaris restrictus* (A. Milne-Edwards, 1878)
San Ignacio Farallon, Tortuga Island, Gulf of California, to off Medidor Island, Honda Bay, Panama; Gardner Bay, Galapagos Islands; ATL from Bermudas to state of Pará, Brazil; Canary Islands to St. Helena Island (Wicksten 1983, in press, unpublished record).

NEMATOCARCINIDAE Smith, 1884

152. *Nematocarcinus agassizii* Faxon, 1893
Off Acapulco, Guerrero, Mexico, to Mancora Bank, Peru; Cocos and Malpelo islands, Galapagos Islands (Méndez 1981).
153. *Nematocarcinus ensifer* (Smith, 1882)
Off Acapulco, Guerrero, Mexico, to Galapagos Islands; WW from south of Iceland to Gulf of Mexico, off Ireland to Cape Verde Islands, Mediterranean Sea, Arabian Sea, Bay of Bengal, off Japan, and New Guinea (Wenner 1979).

OGYRIDIDAE Hay and Shore, 1918

154. *Ogyrides alphaerostris* (Kingsley, 1880)
Off Huntington Beach, California, U.S.A.; off Mazatlan, Sinaloa (Wicksten and Méndez 1988), Cape Corrientes and Tenacatita Bay, Colima; Chacahua Bay, Oaxaca, Mexico (USNM unpublished records); W-ATL from eastern shore of Accomack County and lower James River, Virginia, U.S.A., to Rio Grande do Sul, Brazil (Williams 1984).
155. *Ogyrides tarazonai* Wicksten and Méndez, 1988
San Juan del Sur, Pacific coast of Nicaragua; Cabita Bay, western Colombia, La Libertad, Ecuador; Ventanilla, Peru (USNM unpublished records, Wicksten and Méndez 1988).

PALAEMONIDAE Rafinesque, 1815

156. *Allopontonia iaini* Bruce, 1972
El Bajo Seamount, off La Paz, Gulf of California; 1-WP from Zanzibar and Kenya to Australia (Bruce 1987).
157. *Brachycarpus biunguiculatus* (Lucas, 1849)
Cerralvo Island, Gulf of California, to Galapagos Islands; WW from Bermuda to Caribbean Sea, Ascension, Mediterranean Sea, Red Sea to Hawaii (Wicksten 1983, Manning and Chace 1990).
158. *Chacella kerstitchi* (Wicksten, 1983)
San Carlos and San Pedro Nolasco islands, Sonora, Gulf of California (Wicksten 1983, 1989a).
159. *Chacella tricornuta* Hendrickx, 1990b
Tres Marias Islands, Nayarit, Mexico.
160. *Cryphiops caementarius* (Molina, 1782)
Taymi-Mochumi River, Peru, to Valparaiso, Chile (Holthuis 1952, Méndez 1981).
161. *Fennera chacei* Holthuis, 1951

Isabel Island, Sinaloa, Mexico, to Colombia; Galapagos Islands (Holthuis 1951, Wicksten 1989b); I-WP from western Indian Ocean to Australia and Hawaii (Titgen 1987).

162. *Harpiliopsis depressa* (Stimpson, 1860)
Espiritu Santo Island, Gulf of California, to Gorgona Island, Colombia; Galapagos Islands, I-WP from Red Sea to Polynesia (Wicksten 1983).
163. *Leander paulensis* Ortmann, 1897
Gatun and Miraflores locks, Panama Canal (Abele and Kim 1989); W-ATL from Florida, Puerto Rico, and Curaçao to São Paulo, Brazil (Chace 1972).
164. *Macrobrachium acanthochirus* (Villalobos, 1966)
Baluarte River, Sinaloa, to Tecoman, Colima, Mexico (Hendrickx and Wicksten 1987).
165. *Macrobrachium americanus* Bate, 1868
Guaymas, Sonora; La Paz and Cape San Lucas, Baja California Sur, Mexico, to Chira River, Peru; Cocos Island, Galapagos Islands (Méndez 1981, Wicksten 1983).
166. *Macrobrachium cocoense* Abele and Kim, 1984
Cocos Island.
167. *Macrobrachium crebrum* Abele and Kim, 1989
Miraflores Locks, Panama Canal, Panama.
168. *Macrobrachium digitus* Abele and Kim, 1989
Miraflores Locks, Panama Canal, Panama.
169. *Macrobrachium digueti* (Bouvier, 1895)
Mulege River, Baja California Sur, and Caimanero Lagoon, Sinaloa, Mexico, to Moche River, Peru (Méndez 1981, Wicksten 1983).
170. *Macrobrachium gallus* Holthuis, 1952
Vinces and Peripa River, Ecuador.
171. *Macrobrachium hancocki* Holthuis, 1952
Golfo Dulce, Costa Rica, to Pinas Bay, Panama; Cocos Island, Galapagos Islands; Old Providence Island, Colombia.
172. *Macrobrachium inca* Holthuis, 1952
Cape San Francisco, Ecuador, to Huauru River, Peru (Holthuis 1952, Méndez 1981).
173. *Macrobrachium occidentale* Holthuis, 1952
Baluarte River, Sinaloa, Mexico, to Boca de Pavarando, South Darien, Panama (Holthuis 1952, Wicksten 1983).
174. *Macrobrachium panamense* Rathbun, 1912
Pedregal River, Honduras, to Daule River, Ecuador (Holthuis 1952).
175. *Macrobrachium rathbunae* Holthuis, 1952
Chorrera, Panama, to San Francisco Bay, Ecuador.
176. *Macrobrachium tenellum* (Smith, 1871)
Mulege and La Paz, Baja California Sur; Caimanero Lagoon, Sinaloa, Mexico, to Chira River, Peru (Méndez 1981, Wicksten 1983).
177. *Macrobrachium transandicum* Holthuis, 1952
Buenaventura, Colombia, to Tumbes River, Peru (Holthuis 1952, Méndez 1981).
178. *Neopontonides dentiger* Holthuis, 1951
Kino Bay, Sonora, Gulf of California, to Cape San Francisco, Ecuador (Holthuis 1951, Ríos 1986).
179. *Palaemon gladiator* Holthuis, 1952
Clipperton Island; Galapagos Islands.
180. *Palaemon gracilis* (Smith, 1871)
Caimanero Lagoon, Sinaloa, Mexico, to Lara River, Panama (Holthuis 1952, Wicksten 1983).
181. *Palaemon hancocki* Holthuis, 1952
Miraflores Locks, Panama, to Chira River, Peru (Méndez 1981, Abele and Kim 1989).
182. *Palaemon peruanus* Holthuis, 1952
Tumbes, Peru (Méndez 1981).
183. *Palaemon ritteri* Holmes, 1895
San Diego, California, U.S.A.; head of Gulf of California to Paita, Peru; Cocos Island; Galapagos Islands (Méndez 1981, Wicksten 1983).
184. *Palaemonella holmesi* (Nobili, 1907)
Santa Catalina Island and San Pedro Harbor, California, U.S.A.; Magdalena Bay, Baja California Sur, Mexico; El Desemboque, Sonora, Gulf of California, to La Plata Island, Ecuador; Galapagos Islands (Holthuis 1952, Wicksten 1983).
185. *Palaemonella assymetrica* Holthuis, 1951
Galapagos Islands.
186. *Palaemonetes hiltoni* Schmitt, 1921
San Pedro, California, U.S.A.; Guaymas, Sonora, and Caimanero Lagoon, Sinaloa, Mexico (Holthuis 1951, Wicksten 1983).
187. *Palaemonetes schmitti* Holthuis, 1951
Venado Beach and Miraflores Locks to Panama City, Panama.
188. *Periclimenaeus hancocki* Holthuis, 1951
Concepcion Bay, Gulf of California, to Pinas Bay, Panama; Malpelo Island, Colombia (Ríos 1986).
189. *Periclimenaeus pacificus* Holthuis, 1951
Honda Bay, Panama; Gorgona Island, Colombia; Galapagos Islands.
190. *Periclimenaeus spinosus* Holthuis, 1951
Concepcion Bay, Gulf of California, to South Viradores Islands, Costa Rica (Ríos 1986).
191. *Periclimenes infraspinis* (Rathbun, 1902)
San Diego, California, U.S.A.; Scammon's Lagoon, Baja California Sur, Mexico; Marcial Rock, northern Gulf of California, to Port Parker, Costa Rica; Galapagos Islands (Holthuis 1951, Wicksten 1983).
192. *Periclimenes lucasi* Chace, 1937
San Juanico Bay, Gulf of California, to Piñas Bay, Panama (Holthuis 1951, Wicksten 1983).
193. *Periclimenes soror* Nobili, 1904
San Carlos, Sonora, Gulf of California, to Taboga Island, Panama; I-WP from Red Sea to Zanzibar; Indonesia to Australia; Marshall Islands to Hawaii (Bruce 1976, Wicksten 1989b).
194. *Periclimenes veleronis* Holthuis, 1951
La Libertad, Ecuador.
195. *Pontonia chimaera* Holthuis, 1951
Venetia Bay, Sonora, Gulf of California; Pedro Gonzales Island, Perlas Islands, Panama (Wicksten 1983).
196. *Pontonia longispina* Holthuis, 1951
Off Guaymas, Sonora; Angel de la Guardia Island, Gulf of California, Mexico (Wicksten 1983).
197. *Pontonia margarita* Smith, 1869
Agua Verde Bay, Gulf of California, to Gorgona Island, Colombia; Galapagos Islands; W-ATL from east and west coasts of Florida (Holthuis 1951, Wicksten 1983).
198. *Pontonia pinnae* Lockington, 1878
Cholla Bay, Sonora, Gulf of California, to Pearl Islands, Panama (Holthuis 1951, Wicksten 1983).
199. *Pontonia pusilla* Holthuis, 1951
Secas Islands, Panama, to Salango Island, Ecuador.
200. *Pontonia simplex* Holthuis, 1951
Puerto Escondido, Gulf of California; Tenacatita Bay, Colima, Mexico (Wicksten 1983).
201. *Pontonia spighti* Fujino, 1972
Playas del Coco, western Costa Rica.
202. *Pontonides sympathes* de Ridder and Holthuis, 1979
San Cristobal, Daphne Major, and Champion islands, Galapagos Islands.
203. *Pseudocoutièrea elegans* Holthuis, 1951
Santa Catalina Island, California, U.S.A.; off San Ildefonso

Island, Gulf of California; White Friars Rocks, Guerrero, Mexico; Malpelo Island, Colombia; Galapagos Islands (Wicksten 1983).

204. *Typton crosslandi* Bruce, 1978
Off Onslow Island, Galapagos Islands.

205. *Typton hephaestus* Holthuis, 1951
Scammon's Lagoon, Baja California Sur; near La Paz, Gulf of California; Tres Marias Islands, Nayarit, Mexico (Wicksten 1983, M. E. Hendrickx, unpublished records).

206. *Typton serratus* Holthuis, 1951
Angel de la Guardia Island, Gulf of California; Acapulco, Guerrero, Mexico; Galapagos Islands (Wicksten 1983).

207. *Typton tortugae* McClendon, 1911
Off La Paz, Gulf of California; W-ATL from Bermuda and florida (Wicksten 1983).

208. *Veleronia laevifrons* Holthuis, 1951
San Carlos Bay and Guaymas, Sonora, Gulf of California; off Cape San Francisco, Ecuador, Galapagos Islands (Wicksten and Hendrickx 1985).

209. *Veleronia serratifrons* Holthuis, 1951
Off La Libertad, Ecuador; Galapagos Islands.

210. *Waldola schmitti* Holthuis, 1951
Off Isabel Island, Nayarit, Mexico, to off Gorgona Island, Colombia.

PANDALIDAE Haworth, 1825

211. *Heterocarpus affinis* Faxon, 1893
Off Tres Marias Islands, Nayarit, Mexico, to off Mancora, Peru (Méndez 1981).

212. *Heterocarpus hostilis* Faxon, 1893
Gulf of Panama and Cocos Island to off Supe, Peru (Méndez 1981).

213. *Heterocarpus vicarius* Faxon, 1893
Off Guaymas, Sonora, Gulf of California, to off Mollendo, Peru (Hendrickx and Wicksten 1989).

214. *Pandalopsis ampla* (Bate, 1886)
Sea Lion Rock, Washington, U.S.A., to Acapulco, Guerrero, Mexico (including Gulf of California); ATL from off Montivedeo, Uruguay, to Argentina (Hendrickx and Wicksten 1989).

215. *Pantomus affinis* Chace, 1937
Santa Inez Bay, Gulf of California, and Santa Maria Bay, Sinaloa, Mexico, to Lobos de Tierra Islands, Peru (Hendrickx and Wicksten 1989).

216. *Plesionika beebei* Chace, 1937
Off Point Tosca, Baja California Sur, and off Guaymas, Sonora, Gulf of California, to Mancora Bank, Peru (Hendrickx and Wicksten 1989).

217. *Plesionika carinirostris* Hendrickx, 1990a
Off San Lorenzo Island, Gulf of California.

218. *Plesionika mexicana* Chace, 1937
Redondo Beach, California, U.S.A., to Mancora Bank, Peru (including Gulf of California); Galapagos Islands (Hendrickx and Wicksten 1989, Wicksten in press).

219. *Plesionika trispinus* Squires and Barragan, 1976
Santa Maria Bay, Sinaloa, Mexico, to off Salaverry, Peru (Hendrickx and Wicksten 1989).

PASIPHAEIDAE Dana, 1852

220. *Leptochela serratorbita* Bate, 1888
Angel de la Guardia Island, Gulf of California, to Port Parker, Costa Rica; W-ATL from North Carolina to Bay of Campeche and Antigua Island (Wicksten 1983).

PROCESSIDAE Ortmann, 1896

221. *Ambidexter panamensis* Abele, 1972
San Diego, California, U.S.A.; south of San Felipe, Sonora, Gulf of California; Naos Island, Panama; Galapagos Islands (Wicksten 1983).

222. *Ambidexter swifti* Abele, 1972
San Benito Islands, Baja California Norte; south of San Felipe and Puerto Peñasco, Sonora, Gulf of California; Point Paitilla, Panama; Galapagos Islands (Wicksten 1983, in press).

223. *Ambidexter symmetricus* Manning and Chace, 1971
Puertecitos and Percebu Lagoon, Gulf of California (Ríos and Carvacho 1982).

224. *Processa aequimana* (Paulson, 1875)
Carmen Island, Gulf of California, to Santa Maria Bay, Sinaloa, Mexico; I-WP from Red Sea, Mozambique, South Vietnam to Japan (Wicksten 1983, Hendrickx, 1990c).

225. *Processa hawaiensis* Dana, 1852
Clipperton Island; I-WP from Hawaiian Islands (Chace 1962).

226. *Processa peruviana* Wicksten, 1983
San Benito Islands, Baja California Norte, Mexico; throughout Gulf of California to north of Mancora, Peru; Galapagos Islands (Wicksten 1983, in press; Hendrickx 1990c).

RHYNCHOCINETIDAE Ortmann, 1890

227. *Rhynchocinetes typus* H. Milne-Edwards, 1837
Galapagos Islands to San Vicente Bay, Chile (Méndez 1981, Wicksten in press).

LITERATURE CITED

Abele, L. G 1975. The macruran decapod Crustacea of Malpelo Island. Smithsonian Contributions to Zoology 176:69–85.

Abele, L. G., and W. Kim. 1989. The decapod crustaceans of the Panama Canal. Smithsonian Contributions to Zoology 482:1–50.

Abele, L. G., and W. K. Patton. 1976. The size of coral heads and the community biology of associated decapod crustaceans. Journal of Biogeography 3:35–47.

Banner, D. M., and A. H. Banner. 1985. The alpheid shrimp of Indonesia, based upon J. G. de Man's "The Decapoda of the Siboga Expedition, Part II. Family Alpheidae," (1911). Marine Research in Indonesia 25:1–79.

Banner, H., and D. M. Banner. 1982. The alpheid shrimp of Australia. Part III. The remaining alpheids, principally the genus *Alpheus* and the family Ogyrididae. Records of the Australian Museum 34:1–357.

Bowman, T. E., and L. G. Abele. 1982. Classification of the recent Crustacea. Pp. 1–27 *in* L. G. Abele (ed.). The Biology of Crustacea. Vol. 1: Systematics, the Fossil Record, and Biogeography. Academic Press, New York, U.S.A.

Bruce, A. J. 1976. *Periclimenes soror* Nobili, a pontoniine shrimp new to the American fauna, with observations on its Indo-West Pacific distribution. Tethys 8:299–306.

Bruce, A. J. 1978. *Typton crosslandi* sp. nov., a new pontoniine shrimp from the Galapagos Islands. Crustaceana 35:294–300.

Bruce, A. J. 1982. The shrimps associated with Indo-west Pacific echinoderms, with the description of a new species in the genus *Periclimenes* Costa, 1844 (Crustacea: Pontoniinae). Memoirs of the Australian Museum 16:191–216.

Bruce, A. J. 1986. Observations on the family Gnathophyllidae Dana, 1852 (Crustacea: Decapoda). Journal of Crustacean Biology 6:463–470.

Bruce, A. J. 1987. The occurence of an Indo-west Pacific shrimp, *Allopontonia iaini* Bruce, in Mexican waters (Decapoda: Palaemonidae). Crustaceana 53:306–307.

Chace, F. A. Jr. 1937. The Templeton Crocker Expedition. VII. Caridean decapod Crustacea from the Gulf of California and the west coast of Lower California. Zoologica 22:109–138.

Chace, F. A. Jr. 1962. The non-brachyuran decapod crustaceans of Clipperton Island. Proceedings of the United States National Museum 113:605–635.

Chace, F. A. Jr. 1972. The shrimps of the Smithsonian–Bredin Caribbean Expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). Smithsonian Contributions to Zoology 98:1–179.

Chace, F. A. Jr. 1984. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the *Albatross* Philippine Expedition, 1907–1910, Part 2: Families Glyphocrangonidae and Crangonidae. Smithsonian Contributions to Zoology 397:1–63.

Christoffersen, M. L. 1986. Phylogenetic relationships between Oplophoridae, Atyidae, Pasiphaeidae, Alvinocarididae Fam. N., Bresiliidae, Psalidopodidae and Disciadidae (Crustacea Caridea Atyoidea). Boletim Zoologico, Universidade do São Paulo 10:273–281.

Christoffersen, M. L. 1987. Phylogenetic relationships of hippolytid genera, with an assignment of new families for the Crangonoidea and Alpheoidea (Crustacea, Decapoda, Caridea). Cladistics 3:348–362.

Christoffersen, M. L. 1989. A new superfamily classification of the Caridea (Crustacea: Pleocyemata) based on phylogenetic pattern. Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung 28:94–106.

Christoffersen, M. L., and G. E. Ramos. 1987. A new snapping shrimp (Caridea, Alpheidae) from the Pacific coast of Colombia. Revista Biologia Tropica 35:333–338.

Christoffersen, M. L., and G. E. Ramos. 1988. A new species of *Alpheus* (Crustacea, Caridea) from the Pacific coast of Colombia. Revista Nordestina de Biologia 6:61–65.

Crosnier, A. 1985. Crevettes peneidés d'eaux profondes recoltées dans l'ocean Indien lors des campagnes Benthedi, Safari I et II, MD 32/Réunion. Bulletin du Museum national d' Histoire naturelle, Paris, 4th series, 7 (A4):839–877.

Dardeau, M. E. 1984. *Synalpheus* (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). I. The Gambarelloides group, with a description of a new species. Memoirs of the Hourglass Cruises, Florida Department of Natural Resources, Marine Research Laboratory 7:1–125.

De Ridder, C., and L. B. Holthuis. 1979. *Pontonides sympathes*, a new species of commensal shrimp (Crustacea, Decapoda, Pontoniinae) from Antipatharia in the Galapagos Islands. Zoologische Mededelingen Leiden 54:101–110.

Faxon, W. 1893. Reports on the dredging operations off the west coast of central America to the Galapagos, to the west coast of Mexico, and in the Gulf of California, in charge of Alexander Agassiz, carried on by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross" during 1891, Lieut. Commander Z. L. Tanner, U.S.N., commanding. VI. Preliminary descriptions of new species of Crustacea. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, Harvard University 24:149–220.

Faxon, W. 1895. Reports on an exploration off the west coasts of Mexico, central and South America, and off the Galapagos Islands, in charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish Commission steamer "Albatross" during 1891, Lieut. Commander Z. L. Tanner, U.S.N., commanding. 15. The stalk-eyed Crustacea. Memoirs of the Museum of Comparative Zoology of Harvard University 19:1–292.

Fraser, C. M. 1943. General account of the scientific work of the *Velero III* in the eastern Pacific, 1931–41. Part III. A ten-year list of the *Velero III* collecting stations. Allan Hancock Pacific Expeditions 1:259–431.

Fujino, T. 1972. A new pontoniid shrimp, *Pontonia spighti* sp. nov., associated with a newly described ascidian from the Pacific coast of Costa Rica (Decapoda, Natantia, Pontoniinae). Publications of the Seto Marine Biological Laboratory 19:293–301.

Hart, J. F. L. 1964. Shrimps of the genus *Betaeus* on the Pacific coast of North America with descriptions of three new species. Proceedings of the United States National Museum 115:431–466.

Hendrickx, M. E. 1984. The species of *Sicyonia* H. Milne-Edwards (Crustacea: Penaeoidea) of the Gulf of California, Mexico, with a key for their identification and a note on their zoogeography. Revista de Biologia Tropical 32:279–298.

Hendrickx, M. E. 1986. Resultados de las Campanas Sipco (sur de Sinaloa, Mexico) a bordo del B/O "El Puma." Distribucion y abundancia de los camarones Penaeoidea (Crustacea: Decapoda). Annales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad National Autónoma de México 13:345–368.

Hendrickx, M. E. 1990a. The stomatopod and decapod crustaceans collected during the Guaytec cruise in the central Gulf of California, Mexico, with the description of a new species of *Plesionika* Bate (Caridea: Pandalidae). Revista de Biología Tropical 38:35–53.

Hendrickx, M. E. 1990b. A new species of palaemonid shrimp, *Chacella tricornuta* spec. nov. (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae) from the southeastern Gulf of California, Mexico. Zoologische Mededelingen Leiden 63:325–334.

Hendrickx, M. E. 1990c. New geographic distributions and bathymetric records of Processidae (Caridea) and Penaeidae (Penaeoidea) in the Gulf of California, Mexico. Investigaciones Marinas, CICIMAR 5:113–115.

Hendrickx, M. E., and F. D. Estrada-Navarrete. 1989. A checklist of the species of pelagic shrimps (Penaeoidea and Caridea) from the eastern Pacific, with notes on their geographic and depth distribution. California Cooperative Fisheries Report 30:104–121.

Hendrickx, M. E., and M. K. Wicksten, 1987. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa. VIII. Additional report on the caridean crustaceans. Annales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad National Autónoma de México 14:13–20.

Hendrickx, M. E., and M. K. Wicksten. 1989. Los Pandalidae (Crustacea: Caridea) del Pacífico Mexicano, con una clave para su identificación. Caldasia 16:71-86.

Hendrickx, M. E., M. K. Wicksten, and A. M. van der Heiden. 1983. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, Mexico. IV. Report on the caridean crustaceans. Proceedings of the Biological Society of Washington 96:67–78.

Hernández-Aguilera, J. L., I. López-Salgado, and P. Sosa Hernández. 1986. Fauna carcinológica insular de México. I. Crustáceos estomatópodos y decápodos de Isla Clarion. Secretaria Marina, Direccion General de Oceanografía Naval, Biología Marina/B 3:183–250.

Holthuis, L. B. 1951. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas. I. The subfamilies Euryrhynchinae and Pontoniinae. Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation 11:1–332.

Holthuis, L. B. 1952. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas. II. The subfamily Palaemoninae. Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation 12:1–396.

Holthuis, L.B. 1980. *Alpheus saxidomus* new species, a rock-boring snapping shrimp from the Pacific coast of Costa Rica, with notes on *Alpheus simus* Guérin-Meneville, 1856. Zoologische Mededelingen Leiden 55:47–58.

Kensley, B. 1983. New records of bresiliid shrimp from Australia, South Africa, Caribbean, and Gulf of Mexico (Decapoda: Natantia: Caridea). Smithsonian Contributions to Zoology 394:1–21.

Kikuchi, T., and T. Nemoto. 1991. Deep-sea shrimps of the genus *Benthesicymus* (Decapoda: Dendrobranchiata) from the western north Pacific. Journal of Crustacean Biology 11:64–89.

Kim, W., and L. G. Abele. 1988. The snapping shrimps genus *Alpheus* from the eastern Pacific (Decapoda; Caridea: Alpheidae). Smithsonian Contributions to Zoology 454:1–119.

Lockington, W. N. 1878. Remarks on some new Alphei, with a synopsis of the North American species. Annals and Magazine of Natural History, series 5, 1:465–480.

Manning, R. B., and F. A. Chace, Jr. 1990. Decapod and stomatopod Crustacea from Ascension Island, south Atlantic Ocean. Smithsonian Contributions to Zoology 503:1–91.

Méndez, M. 1981. Claves de identificación y distribución de los langostinos y camarones (Crustacea: Decapoda) del mar y rios de la costa del Perú. Boletin del Instituto del Mar del Perú 5:1–170.

Mortensen, T. 1918. Papers from Dr. Th. Mortensen's Pacific expedition 1914–16. I. Observations on protective adaptations and habits, mainly in marine animals. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorisk Forening i Kjobenhavn 69:57–96.

Pequegnat, L. H. 1970. Deep-sea caridean shrimps with descriptions of six new species. Pp. 59–128 in W. E. Pequegnat and F. A. Chace, Jr. (eds.). Contributions on the Biology of the Gulf of Mexico. Vol. 1. Texas A&M University Oceanographic Studies. Gulf Publishing Company, Houston, Texas, U.S.A.

Pérez-Farfante, I. 1985. The rock shrimp genus *Sicyonia* (Crustacea: Decapoda Penaeoidea) in the eastern Pacific. United States Fishery Bulletin 83:1–79.

Perez-Farfante, I. 1988. Illustrated key to penaeoid shrimps of commerce in the Americas. United States Department of Commerce, NOAA Technical Report NMFS 64:1–32.

Pérez-Farfante, I., and B. B. Boothe. 1986. Redescription and range extension of the shrimp *Parapenaeopsis balli* (Decapoda: Penaeidea). Journal of Crustacean Biology 6:401–407.

Ramos, G. E., and H. von Prahl. 1989. *Alpheus utriensis*, new species (Caridea: Alphaeidae), from Utria Sound, Pacific coast of Colombia. Journal of Crustacean Biology 9:477–481.

Rathbun, M. J. 1902. Papers from the Hopkins–Stanford Galapagos Expedition, 1898–1899. VIII. Brachyura and Macrura. Proceedings of the Washington Academy of Sciences 4:275–292.

Ríos, R. 1986. Caridean shrimps of the Gulf of California. V. New records of species belonging to the subfamily Pontoniinae (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). Proceedings of the Biological Society of Washington 99:429–434.

Ríos, R., and A. Carvacho. 1982. Caridean shrimps of the Gulf of California. I. New records, with some remarks on amphi-American distribution. Pacific Science 36:459–465.

Roberts, T. W., and W. W. Pequegnat. 1970. Deep-water decapod shrimps of the family Penaeidae. Pp. 21–57 *in* W. E. Pequegnat and F. A. Chace, Jr. (eds.). Contributions on the biology of the Gulf of Mexico. Vol. 1. Texas A&M University Oceanographic Studies. Gulf Publishing Company, Houston, Texas, U.S.A.

Steinbeck, J., and E. F. Ricketts. 1941. Sea of Cortez. Viking Press, New York, U.S.A.

Tinker, S. W. 1965. Pacific Crustacea. Charles E. Tuttle, Rutland, Vermont, U.S.A.

Titgen, R. H. 1987. New decapod records from the Hawaiian Islands (Crustacea, Decapoda). Pacific Science 41:141–147.

Villalobos-Hiriart, J. L., J. C. Nates-Rodríguez, A. Cantu Díaz-Barriga, M. D. Valle-Martínez, P. Flores-Hernández., E. Lira-Fernández, and P. Schmidtsdorf-Valencia. 1989. Listados faunisticos de Mexico. I. Crustáceos estomatópodos y decapodos intermareales de las islas del Golfo de California. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

Wenner, E. L. 1979. Distribution and reproduction of nematocarcinid shrimp (Decapoda: Caridea) from the northwestern north Atlantic. Bulletin of Marine Science 29:380–393.

Wicksten, M. K. 1977. Range extensions of four species of crangonid shrimps from California and Baja California, with a key to the genera (Natantia: Crangonidae). Proceedings of the Biological Society of Washington 90:963–967.

Wicksten, M. K. 1979. New records of the species of *Glyphocrangon* in the northeastern Pacific Ocean (Caridea: Glyphocrangonidae). Proceedings of the Biological Society of Washington 92:217–224.

Wicksten, M. K. 1980. Range extensions of four species of crangonid shrimps in the eastern Pacific Ocean. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 79:38–41.

Wicksten, M. K. 1983. A monograph on the shallow-water caridean shrimps of the Gulf of California, Mexico. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 13:1–59.

Wicksten, M. K. 1984a. New records and a new species of hippolytid shrimp from the northeastern Pacific. Crustaceana 46:241–248.

Wicksten, M. K. 1984b. New records of snapping shrimps (family Alpheidae) from California. Proceedings of the Biological Society of Washington 97:186–190.

Wicksten, M. K. 1986. A new species of *Heptacarpus* from southern California, with a redescription of *Heptacarpus palpator* (Owen) (Caridea: Hippolytidae). Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 85:46–55.

Wicksten, M. K. 1987. A new species of hippolytid shrimp from the west coast of Mexico. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 86:27–33.

Wicksten, M. K. 1988a. New records and range extensions of shrimps and crabs from California, U.S.A., and Baja California, Mexico. California Fish and Game 74:236–248.

Wicksten, M. K. 1988b. A new species of snapping shrimp from the Pacific coast of Colombia (Decapoda, Caridea, Alpheidae). Crustaceana 54:1–4.

Wicksten, M. K. 1989a. *Encantada spinoculata*, a new genus and species of shrimp from the Galapagos Islands (Caridea: Bresiliidae). Journal of Crustacean Biology 9:667–671.

Wicksten, M. K. 1989b. A key to the palaemonid shrimp of the eastern Pacific region. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 88:11–20.

Wicksten, M. K. 1989c. Ranges of offshore decapod crustaceans in the eastern Pacific Ocean. Transactions of the San Diego Society of Natural History 21:291–316.

Wicksten, M. K. 1989d. *Synalpheus arostris* and *Philocheras lapillus*, two new species of caridean shrimp (Crustacea) from the tropical eastern Pacific. Proceedings of the Biological Society of Washington 102:78–83.

Wicksten, M. K. 1989e. *Hippolyte zostericola* (Crustacea: Decapoda) in the eastern Pacific. Proceedings of the Biological Society of Washington 102:644–645.

Wicksten, M. K. 1990. Key to the hippolytid shrimp of the eastern Pacific Ocean. United States Fishery Bulletin 88:587–598.

Wicksten, M. K. In press. Caridean and stenopodid shrimp of the Galapagos Islands. *In* M. J. James (ed.). Galapagos Marine Invertebrates. Plenum, New York, U.S.A.

Wicksten, M. K., and M. E. Hendrickx. 1985. New records of caridean shrimps in the Gulf of California, Mexico. Proceedings of the Biological Society of Washington 98:571–573.

Wicksten, M. K., and M. E. Hendrickx. 1986. *Alpheopsis cortesiana*, a new snapping shrimp from the Gulf of California. Proceedings of the Biological Society of Washington 99:196–197.

Wicksten, M. K., and M. Méndez. 1981. *Alpheus inca*: A new snapping shrimp (Caridea: Alpheidae) from western South America. Journal of Crustacean Biology 1:137–142.

Wicksten, M. K., and M. Méndez. 1982. New records and new species of *Lebbeus* (Caridea: Hippolytidae) from the eastern Pacific Ocean. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences 81:106–120.

Wicksten, M. K., and M. Méndez. 1983. Nuevos registros de camarones carideos en el Peru. Boletin de Lima 25:75–89.

Wicksten, M. K., and M. Méndez. 1988. New records for *Ogyrides alphaerostris* and a new species, *Ogyrides tarazonai* (Crustacea: Ogyrididae), from the eastern Pacific Ocean. Proceedings of the Biological Society of Washington 101:622–625.

Williams, A. B. 1984. Shrimps, Lobsters, and Crabs of the Atlantic coast. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., U.S.A.

Williams, A. B., and F. A. Chace, Jr. 1982. A new caridean shrimp of the family Bresiliidae from thermal vents of the Galapagos rift. Journal of Crustacean Biology 2:136–147.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 10 1 November 1992

Algunos Aspectos de la Biología de *Callinectes arcuatus* (Crustacea: Decapoda: Portunidae) en el Delta del Río Colorado, México

Guillermo Villareal Chávez

Instituto de Investigaciones Oceanológicas, Universidad Autónoma de Baja California, Apdo. Postal 453, Ensenada, Baja California 22830, México

RESUMEN.—Se reportan los avances obtenidos entre junio de 1989 y febrero de 1990 del estudio a largo plazo de la biología y ecología de *Callinectes arcuatus* (Ordway) en el delta del Río Colorado, en el extremo Norte del Golfo de California. Las condiciones ambientales de la zona corresponden a un clima templado con grandes cambios entre las temperaturas del agua en verano a las de invierno (34.8° y 7.4°C respectivamente). En general es un área desértica por lo que el agua dulce y salobre están muy restringidas. La distribución en la zona de la especie estudiada corresponde a los patrones encontrados en otras áreas, con abundantes juveniles en la zona deltaica y adultos en la marina. La población en el ambiente deltaico alcanzó su máximo de abundancia en el verano y desciende hasta desaparecer en diciembre. La colecta estuvo constituida por un 83% de machos caso reportado para ciertas épocas del año en otras latitudes. La época de reproduccíon parece centrarse en el verano. En las colectas de jaibas en el área de estudio la talla promedio de la población fue: 44.09 ± 1.22 mm (N = 277) para junio; 39.25 ± 2.23 mm (N = 134) para julio; 45.84 ± 2.32 mm (N = 155) para agosto y 36.63 ± 2.41 mm (N = 86) para noviembre. La estructura de la población fue variable en el tiempo evidenciándose entre una y tres clases en los diferentes meses. La información obtenida hasta el momento hace pensar que estamos observando un grupo de individuos que en edades tempranas, en estado megalopa probablemente, invade el área y que después de alcanzar una talla media ente 5 y 8 cm de longitud, migran para reincorporarse a su población.

ABSTRACT.—The biology and ecology of the swimming crab *Callinectes arctuatus* (Ordway) in the delta of the Colorado River were studied between June 1988 and February 1990. The climatic conditions in the study area are temperate, with strong variation of water temperature between summer (max. 34.8°C) and winter (min. 7.4°C). The area is arid, with very restricted supplies of fresh or brackish water. The distribution of the species in the area agrees with results reported from elsewhere, with juveniles being abundant in the delta and adults being numerous in the open Gulf. The population in the delta area reached its maximum in the summer, then decreased and almost disappeared in December. Eighty-three percent of the specimens collected were males, a figure similar to what has been reported for other areas. The crabs' breeding season seems to peak in summer. Average sizes (carapace width) of collected specimens were 44.09 ± 1.22 mm (N = 277) in June, 39.25 ± 2.23 mm (N = 134) in July, 45.84 ± 2.32 mm (N = 155) in August, and 36.63 ± 2.41 mm (N = 86) in November. One to three size classes were present, depending on the period of the year. The data seem to indicate that small crabs enter the delta, where they grow to a size of 5 to 8 cm before they rejoin the adults in the open Gulf.

INTRODUCCION

En el año de 1988 los pescadores de camarón de la población de Golfo de Santa Clara, Sonora, decidieron instalar un cultivo de *Penaeus stylirostris* Stimpson en el delta del Río Colorado, por lo que solicitaron la asesoría del Instituto de Investigaciones Oceanológicas de la Universidad Autónoma de Baja California. Dentro de los estudios que se diseñaron se consideró que la jaiba *Callinectes arcuatus* Ordway podría representar un peligro para el éxito del camaronicultivo por la competencia en la obtención de alimento entre las dos especies.

Callinectes arcuatus es un portúnido muy común en las costas del Golfo de California. Se encuentra con frecuencia en aguas someras de estuarios y lagunas sobre fondos arenosos y en ocasiones hasta la zona entre mareas. Su mayor abundancia ocurre entre los 0 y 5 m de profundidad, en el intervalo de temperaturas de 17.5° a 34.0° C y en salinidades comprendidas entre 1 y 65‰ (Paul 1979, 1982, Salazar-Torres 1980, Dittel et al. 1985). Los primeros estadíos del ciclo de vida se encuentran en el mar y las larvas avanzadas en aguas más salobres (Paul 1982). Los juveniles tienen preferencia por canales profundos y turbios en aguas salobres de alrededor de 20‰ (Dittel et al. 1985). Norse y Estevez (1977) proponen que, de manera general, las especies de *Callinectes* se distribuyen según los factores hidrográficos requeridos para la eclosión de los huevos, la supervivencia de las larvas y la realización de las mudas. Debido a esto, a lo largo del ciclo de vida, las jaibas realizan migraciones locales entrando y saliendo de las zonas salobres.

El delta del Río Colorado carece actualmente de agua dulce y se localiza en una zona de clima templado con grandes variaciones anuales de temperatura por lo que se espera que la biología de la especie cambie al aclimatarse a estas condiciones. El objetivo de este trabajo es identificar algunos de los aspectos particulares de la biología y ecología de *C. arcuatus* en el delta del Río Colorado relacionados con su distribución y abundancia.

AREA DE ESTUDIO

El delta del Río Colorado se localiza en el extremo Norte del Golfo de California (31°45'N, 114°28'W), en un área desértica. En este delta, el río se divide en dos brazos principales y varios secundarios que dejan dos islas y una gran planicie de inundación. Desde 1983, no hay descarga de agua dulce, y la hidrografía del sistema corresponde a aquella de un antiestuario. Este antiestuario se caracteriza por los grandes intervalos (hasta 8 m) entre los niveles mínimo y máximo de las mareas. A consecuencia, la zona entre mareas ocupa una extensión de más de 7000 km^2, la fuerza de la corriente que se forma al entrar o salir la marea es considerable y la turbidez del agua es alta (Meckel 1975).

El área de estudio comprende la porción baja del delta hasta el punto de unión de los brazos principales. En particular, se estudio el brazo este, llamado de Sonora, debido a que las futuras granjas de cultivo de camarón se construirán en esta zona. Además, se estudió la zona marina próxima al delta y a la costa de Sonora, hasta el poblado de Golfo de Santa Clara (Fig. 1).

MATERIAL Y METODO

El muestreo se llevó a cabo con una red de prueba camaronera de 2 m de boca y apertura de malla de 7 mm. La densidad poblacional fue estimada en captura por unidad de esfuerzo (10 minutos de arrastre). La distribución de los puntos de muestreo se determino de manera aleatoria, en base a un sistema de estratificación (Fig. 1). Las colectas se realizaron tanto en el día como en la noche. En total se realizaron 52 rastreos entre junio de 1989 y enero de 1990 haciendo campañas una vez por mes con excepción de septiembre y octubre de 1989. En cada ejemplar se midió el ancho del caparazón entre las bases de las espinas laterales (A.C.) y se determinó el sexo. Simultaneamente, se tomaron datos de temperatura, salinidad y nivel de la marea, para hacer las pruebas de correlación y comparación no-paramétrica con el objeto de encontrar relaciones ambientales que puedan indicar épocas o áreas de mayor abundancia de jaibas. El análisis estadístico de los datos está compuesto por correlaciones entre las mediciones y la abundancia de la colecta y de ANOVAS, que se utilizo cuando se encontró que los datos se ajustaban al modelo paramétrico; en el caso contrario, se utilizaron análisis no-paramétricos en la prueba de hipótesis.

Figura 1. Area de estudio con la localización de las estaciones.

RESULTADOS

En la zona interna del delta, la abundancia alcanza un promedio de 12.0 ± 4.6 individuos por captura, mientras que en la zona externa la captura por unidad de esfuerzo fué en promedio de 48.7 ± 21.4 individuos. La comparación estadística muestra que estos promedios son diferentes (U = 22, P < 0.05; prueba de Mann–Whitney). El mes con mayor abundancia en las colectas fue junio con un promedio de 78.4 ± 18.6 individuos por rastreo. Se observa posteriormente un descenso hasta la desaparición de la especie en diciembre y su reaparición en febrero (Fig. 2).

Durante la época considerada, la temperatura del agua varió entre 34.8° (en julio) y 7.4°C (en enero). La densidad de población observada en noviembre representó el 10% de la de julio y en general la abundancia de *C. arcuatus* se correlaciona con la temperatura (r = 0.94, P < 0.05). En diciembre y enero, cuando la temperatura desciende por debajo de los 14°C, no fue posible localizar un sólo individuo. El sustrato del sistema es arenoso en las porciones externas y limo-arcilloso en las partes internas. *Callinectes arcuatus* no mostró preferencia entre estos, pues fué colectada en cantidades estadísticamente similares en cualquier tipo de sustrato (U = 18, P > 0.05; prueba de Mann–Whitney).

En junio y julio se encontró una diferencia estadística significativa entre el número de ejemplares colectados en flujo y los colectados en marea quieta o en reflujo (H = 570.64, P < 0.05; prueba de Kruskal–Wallis). Mientras que en los otros períodos de muestreo no puede demostrarse esta diferencia (Tabla 1). La talla promedio de la población fue como sigue: 44.09 ± 1.22 mm (N = 277) para junio; 39.25 ± 2.23 mm (N = 134) para julio; 45.84 ± 2.32 mm (N = 155) para agosto; y 36.63 ± 2.41 mm (N = 86) para noviembre. No se encontraron diferencias significativas entre la talla (AC) de los ejemplares entre las diversas zonas del delta (F = 1.44, P > 0.05). Pero se detectaron diferencias significativas entre las tallas encontradas en los diferentes meses de muestreo, siendo

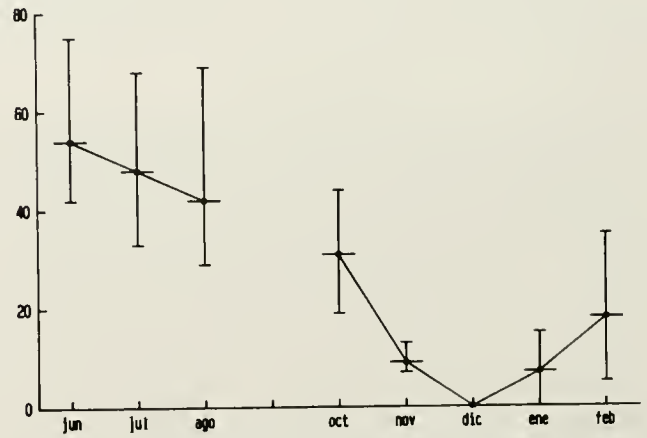


Figura 2. Abundancia de *Callinectes arcuatus* en los arrastres realizados durante el período de estudio. Medias e intervalos de confianza correspondientes.

TABLA 1. Abundancia de *Callinectes arcuatus* en los rastreos, en el período de estudio según los diferentes estados de la marea.

	Marea		
Mes	Ascendente	Quieta	Descendiente
Jun	57	42	36
Jul	52	46	32
Ago	52	40	34
Oct	22	19	19
Nov	6	7	8
Dic	0	0	0
Ene	8	6	4
Feb	17	19	16

estas máximas en agosto y mínimas en noviembre ($F = 5.18$; $P < 0.5$).

La estructura de la población fue variable en el tiempo. En junio, el análisis de los datos indican la presencia de una sola clase de edad, con una media de 48.5 mm (AC). En julio, se evidencian dos clases con medias de 20.0 y 50.9 mm (AC). En agosto se presentan tres clases con medias de 20.0,36.3 y 54.4 mm (AC). En noviembre las tres clases se mantienen con medias de 22.5,34.4 y 57.5 mm (AC) (Fig. 3).

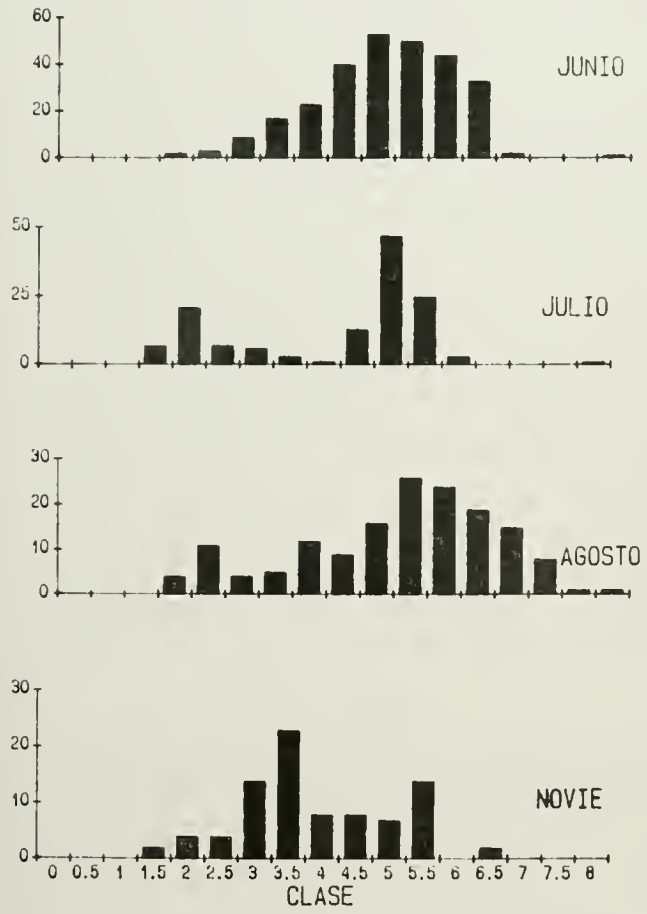


Figura 3. Distribución de tallas de *Callinectes arcuatus* colectadas durante el período de estudio.

A lo largo de las colectas fue constante el predominio de machos que representan un 83% ± 6.3 de la colecta total, porcentaje que se mantiene durante todo el estudio. Sólo se localizó una hembre ovígera de *C. arcuatus* en el mes de agosto. La ausencia de muestras para los meses de septiembre y octubre hace imposible delimitar la época de desove con mas precisión.

DISCUSION

El factor ambiental más importante relacionado con la distribución de *C. arcuatus* en el extremo Norte del Golfo de California parece ser la temperatura, que incide sobre el descenso de la población a medida que avanzó el año y podría motivar la desaparición de la especie en diciembre, posiblemente asociado con un enterramiento similar al observado en *Callinectes bellicosus* (Owen y Owen 1972).

Se ha supuesto que en el ciclo biológico de *C. arcuatus* es importante la entrada a sistemas estuarinos en etapas tempranas de su vida adulta (Epifanio et al. 1982). Sin embargo, en la desembocadura del Río Colorado la salinidad medida en el sitio varió entre 34 y 37 ‰ por la ausencia de un aporte de agua dulce o salobre la mayor parte del año y en ocasiones a lo largo de varios años. Esta flexibilidad adaptativa se explica por capacidad de osmoregulación de esta especie (Paul 1982) que le permite un grado de eurihalinidad alcanzado por muy pocas especies marinas. Según Buchanan y Storer (1988), diferentes especies de *Callinectes* pueden segregarse de acuerdo con el tipo de sustrato. En nuestra área de estudio *C. arcuatus* no mostró preferencia por un tipo de sustrato.

Las variaciones en abundancia en los muestreos con diversos estados de la marea se atribuyen a migraciones de juveniles hacia la parte interna del delta. La jaiba podría entrar al sistema deltaico del Río Colorado durante junio y julio, aprovechando las corrientes provocadas por la marea, aunque estos movimientos podrían estar relacionados con la alimentación como se reporta para *C. bellicosus* (Dawkins 1970, Dawkins y Hendrikson 1973). La pequeña talla de los individuos observados y los antecedentes en lo que se refiere a las migraciones de juveniles de esta especie (Paul 1979, Salazar 1980) y en otras como *C. sapidus* y *C. rathbunae* (Epifanio et al. 1982, Chavez y Fernandez 1976) hacen pensar en migraciónes debidas al aprovechamiento de habitats diferentes según la edad. La proporción tan alta de machos es comparable a la encontrada por Paul (1979) en Bahía Santa María, Sinaloa. Este autor sugiere que las hembras fecundadas de *C. arcuatus* tienden a permanecer en aguas profundas entre marzo y julio, modificando su comportamiento alimenticio. Dittel et al. (1985), por su parte encuentran en el Golfo de Nicoya una separación similar de machos y hembras, pero con una predominancia de hembras, aparentemente por la zona elegida para el estudio.

Los análisis de los histogramas de distribución de tallas muestran un aparente crecimiento de los individuos de la población a lo largo del periodo de estudio (Fig. 3). Sin embargo, se considera que los datos son insuficientes para formular una conclusión al respecto.

LITERATURA CITADA

Buchanan, B. A. 1988. Distributional patterns of blue crabs (*Callinectes sp.*) in a tropical estuarine lagoon. Estuaries 11 (4):231–239.

Chávez, E. A., y M. S. Fernández. 1976. Contribución al conocimiento de la biología de la "jaiba prieta" *Callinectes rathbunae* (Decapoda: Portunidae) del estado de Veracruz. Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural 37:273–290.

Dawkins, D. R. 1970. Tide-influenced migrational habits of *Callinectes bellicosus* in an estuary of the upper Gulf of California. Biological Studies in the Gulf of California 7 (2).

Dawkins, D. R., y J. R. Hendrickson. 1973. Tide-regulated feeding and movement habits in the blue crab, *Callinectes bellicosus*. Journal of the Arizona Academy of Sciences 8:8–9.

Dittel, A. I.,C. E. Epifanio, y J. B. Chavarria. 1985. Population biology of the portunid crab *Callinectes arcuatus* Ordway in the Gulf of Nicoya, Costa Rica, Central America. Estuarine and Coastal Shelf Science 20:593–602.

Epifanio, C. E., C. C. Valenti, y A. E. Pembroke. 1982. Seasonal occurrence of the larvae of *Callinectes sapidus* Rathbun in Delaware Bay. Abstracts of the National Shellfisheries Association Annual Meeting, p. 89 (resumen solamente).

Meckel, L. D. 1975. Holocene sand bodies in the Colorado delta area, northern Gulf of California. Pp. 239–267 *in* M. L. Brousard (ed.). Deltas Models for Exploration. Houston Geological Society, Houston, Texas, U.S.A.

Norse, E. A., y M. Estevez. 1977. Studies on portunid crabs from the Eastern Pacific. I. Zonation along environmental stress gradients from the coast of Colombia. Marine Biology 40:365–373.

Owen, W., y M. U. Owen, 1972. An analysis of digging sites of *Callinectes bellicosus* in Cholla bay, Sonora, Mexico. Biological Studies in the Gulf of California 9.

Paul, R. K. G. 1979. The ecology and fisheries possibilities of *Callinectes spp.* (Brachyura:Portunidae) in Sinaloa, Mexico. Memories of the 1st International Symposium on Fisheries Organization and Education, Cancún, México.

Paul, R. K. G. 1982. Observations on the ecology and distribution of swimming crabs of the genus *Callinectes* (Decapoda: Brachyura: Portunidae) in the Gulf of California, Mexico. Crustaceana 42 (1):96–100.

Salazar-Torres, J. N. 1980. Contribución al conocimiento de la biología y algunos aspectos pesqueros de dos especies de jaibas (*Callinectes arcuatus* Ordway, 1863, y *Callinectes toxotes* Ordway, 1867) de la laguna de Caimanero, Sinaloa, México. Tesis profesional, CICIMAR IPN, Baja California Sur, México.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 11 1 November 1992

Distribución Espacial y Consideraciones Zoogeográficas de los Crustáceos Decápodos Intermareales de las Islas del Golfo de California, México

José Luis Villalobos Hiriart, Antonio Cantú Díaz-Barriga, Ma. Dolores Valle Martínez, Patricia Flores Hernández, Enrique Lira Fernández, y Juan Carlos Nates Rodríguez

Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-153, México, D.F. 04510, México

RESUMEN.—De 1985 a 1987 el personal a cargo de la Colección de Crustáceos del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, realizó una serie de muestreos carcinológicos en 23 islas del Golfo de California, durante las diferentes épocas del año. Las colectas se realizaron manualmente, en la franja comprendida entre la zona supralitoral y los 5 m de profundidad. La identificación de más de 13,000 ejemplares, ha permitido hasta el momento el reconocimiento de 24 familias, 87 géneros y 152 especies. El infraorden Brachyura fue el mejor representado con 75 especies, seguido del Anomura con 41 y del Caridea con 31. Las familias con mayor número de especies fueron Porcellanidae (29), Xanthidae (28), Majidae (26) y Alpheidae (21). Las islas con mayor riqueza específica fueron Angel de la Guarda, Tiburón, Espíritu Santo, San José y Cerralvo.

Las afinidades zoogeográficas de las especies identificadas permiten agruparlas en cinco tipos de fauna: templado-cálida, endémica, subtropical, tropical y euritérmica, destacando el grupo de afinidad tropical (71% de las especies), el endémico (15.8%) y el subtropical (4.6%). A nivel de familia, la proporción de segregación de las especies en dichos complejos varía en cada una de ellas, de acuerdo a su grado de afinidad hacia un tipo de fauna; en este aspecto resaltan los porcelánidos con la más alta proporción de endemismo, los xántidos con un gran porcentaje de formas panámicas (78%) y los alfeidos con el mayor número de especies pantropicales y anfiamericanas.

El análisis de la distribución de las especies en invierno y verano, no mostró una diferencia significativa en cuanto al comportamiento de los complejos faunísticos en las islas muestreadas.

ABSTRACT.—From 1985 to 1987 the staff of the Crustacean Collection of the Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, made carcinological collections at 23 islands of the Gulf of California at various seasons. The organisms were hand-collected from the supralittoral and sublittoral zones at depths up to 5 m. More than 13,000 specimens were indentified to species; 24 families, 87 genera, and 152 species have so far been recognized in these collections. With 75 species, the infraorder Brachyura was the best represented, followed by the Anomura (41 species) and the Caridea (31 species). The families with the highest number of species were the Porcellanidae (29), Xanthidae (28), Majidae (26), and Alpheidae (21). Of the islands visited, Angel de la Guarda, Tiburón, Espíritu Santo, San José, and Cerralvo supported the richest faunas.

The zoogeographical affinities of the collected species permit us to define five faunistic complexes: warm-temperate, endemic, subtropical, tropical, and eurythermic. The tropical complex is by far the most important and includes 71% of all species; it is followed by the endemic (15.8%) and the subtropical components (4.6%). The proportion of species in each component varies from family to family. The porcelain crab family (Porcellanidae) has the highest proportion of endemic species, while the xanthid crabs have a great number of Panamic forms and the alpheid shrimps present the highest number of pantropical and amphiamerican species. A seasonal (winter and summer) analysis of the geographical distribution of the species did not show a significant difference in composition of the faunistic components.

INTRODUCCION

La fauna carcinológica de México destaca como una de las más ricas y variadas de América. Los estudios realizados en la costa occidental de dicho continente han permitido distinguir al Golfo de California como una región de importancia en cuanto a la diversidad y abundancia de su carcinofauna.

En las últimas décadas se han realizado trabajos carcinológicos regionales, en donde se resalta la importancia del Mar de Cortés como una zona especial en América por su alto grado de endemismo y por ser el límite septentrional en la distribución de la mayoría de los crustáceos con afinidad tropical para el Pacífico oriental (Garth 1960, Brusca y Wallerstein 1979, Brusca 1980, Carvacho 1980, Laguna 1985). La información que aquí se presenta se refiere a los crustáceos decápodos intermareales de las islas del Golfo de California y es producto del trabajo de campo que se llevó al cabo de 1985 a 1987. Resultados parciales de esta investigación se han publicado en forma de un listado de especies (Villalobos-Hiriart et al. 1989) y lo que a continuación se expone es un análisis de la distribución de las especies y familias mejor representadas en la zona de estudio, así como comentarios acerca de sus afinidades zoogeográficas y del comportamiento espacio-temporal de los

diferentes complejos faunísticos detectados en las islas donde se efectuaron los muestreos.

AREA DE ESTUDIO

El Golfo de California se localiza en la región noroccidental de nuestro país. Sus islas conforman hoy en día uno de los archipiélagos menos perturbados de la tierra. Gracias a su inaccesibilidad y a la falta de agua dulce, la mayoría de ellas se han mantenido poco alteradas por la presencia humana (Secretaría de Gobernación/UNAM 1988).

Las más de 100 islas y otros tantos islotes que forman este archipiélago han tenido un origen geológico diferente como volcanismo, hundimiento o levantamiento de la corteza terrestre o por afallamiento (Secretaría de Gobernación/UNAM 1988). Tiburón y Angel de la Guarda son las islas más grandes, con una superficie de 1208 y 895 km, respectivamente; ambas representan, en la porción norte del Golfo, los pilares de la barrera que separa al Mar de Cortés en dos regiones térmicas perfectamente definida (Brusca 1980, Correa-Sandoval 1988). Entre ellas, un grupo de 20 islas conforman la región de las grandes islas o cinturón insular. Hacia el sur y alineadas en forma paralela a la Península de Baja California, se observa otro grupo de islas que se distribuyen en una región con características oceanográficas un tanto diferentes a las del norte del Golfo.

La fisiografía de las islas del Golfo en general es muy similar; sus costas son rocosas, abruptas y acantiladas, con playas arenosas intercaladas, principalmente en las islas de la porción sur. Los tipos de ambientes observados en la franja intermareal fueron playas arenosas, rocosas, rocoso–arenosas y de conglomerados arenosos; en las áreas rocosas de algunas islas se presentaron crecimientos de algas.

Tiburón, Angel de la Guarda, Carmen, San José y Cerralvo son las islas que presentaron mayor variedad de ambientes. Rasa, San Lorenzo, Angel de la Guarda y San José son las únicas con pequeñas lagunas. Salsipuedes y Espíritu Santo se caracterizan por tener una silueta muy irregular con numerosas entrantes y salientes que forman varias caletas y puntas. En Tiburón, Carmen, Montserrat, Espíritu Santo y en la parte sur de San José se presentan zonas de manglar. En Montserrat, Espíritu Santo y Cerralvo se localizan manchones de coral y zonas con gran florecimiento de algas.

MATERIAL Y METODO

El material carcinológico utilizado para la elaboración de éste trabajo proviene de muestreos trimestrales efectuados en 23 islas, 12 de la región de las Grandes Islas y 11 de la porción sur (Fig. 1). Las colectas generalmente fueron manuales; en los ambientes rocosos se realizaron con ayuda de barreta, cincel y martillo; en la zona sublitoral hasta 5 m de profundidad, con equipo de buceo libre y autónomo; en las playas arenosas se usaron chinchorro playero con bolsa y draga de arrastre.

RESULTADOS

Los resultados están basados en muestreos cualitativos, pero a pesar de ésto se considera que reflejan en gran medida el comportamiento de las especies en las diferentes islas en las cuales se efectuó el presente estudio. Por otra parte, los xántidos son agrupados en una sola familia (Xanthidae), ya que para los propósitos de este trabajo, es más adecuado analizar el comportamiento de estos decápodos como un solo grupo.

El proceso de determinación taxonómica que se efectuó en los decápodos recolectados, permitió el reconocimiento de 20 familias, 87 géneros y 152 especies (Villalobos-Hiriart et al. 1989).

El infraorden Brachyura fué el mejor representado en cuanto a familias (45%) y especies (49.35%), le sigue Anomura con el 25% de las familias y el 26.98% de las especies y finalmente Caridea con el 15% y el 20.39%, respectivamente. Las familias con mayor número de especies fueron Porcellanidae con 29, Xanthidae con 28, Majidae con 26 y Alpheidae con 21. Es interesante hacer notar la dominancia de estas cuatro familias sobre las restantes, ya que por el número de especies seguiría la familia Grapsidae con 8, Palaemonidae con 7, Diogenidae con 6 y Ocypodidae con 5 (Fig. 2).

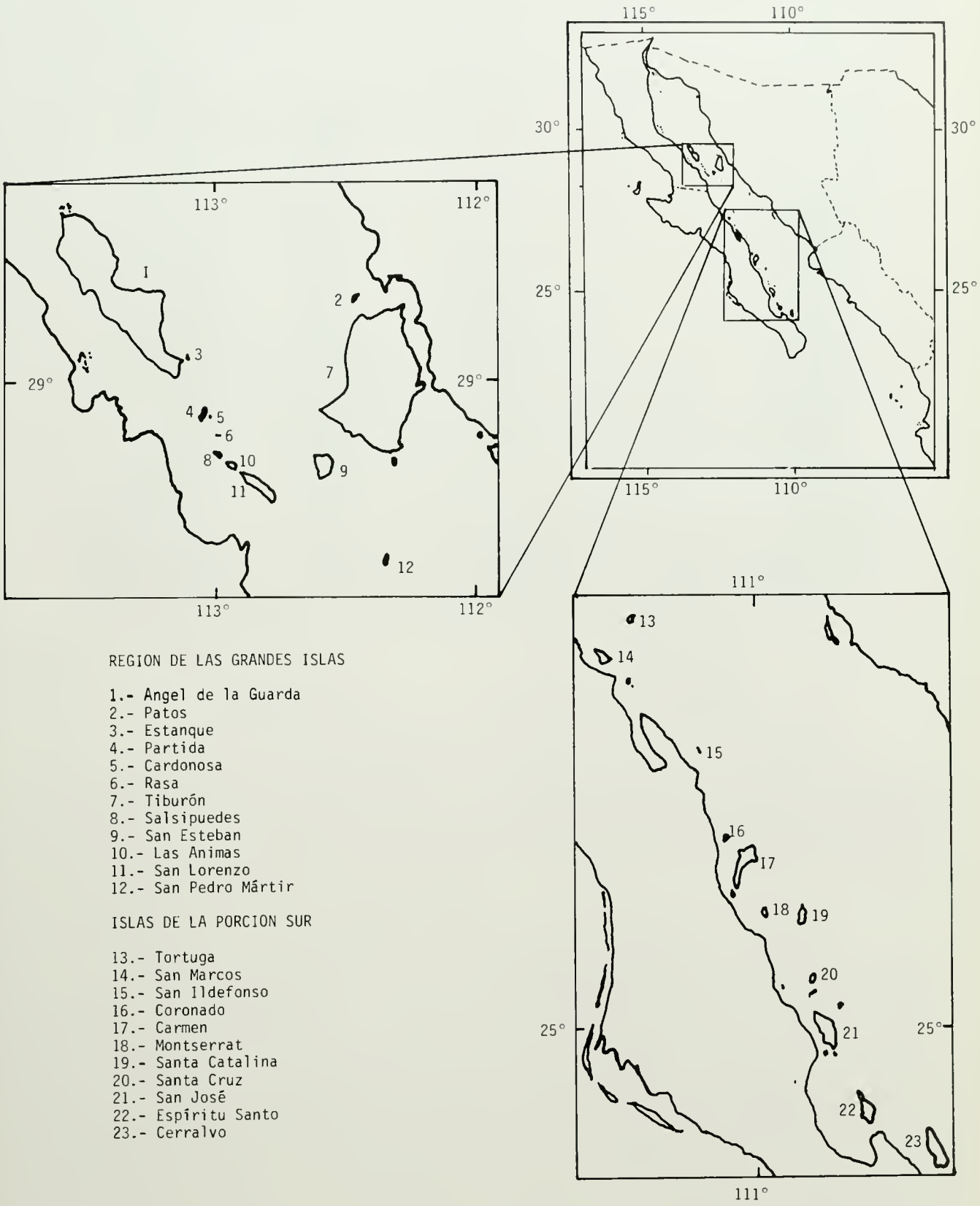
Las islas con mayor riqueza de especies fueron las del sur, destacando Cerralvo, Espíritu Santo y San José donde se capturó entre el 49% y el 53% de las especies estudiadas. Otras islas como Monserrat, San Marcos y Coronado, a pesar de ser mucho más pequeñas, resaltaron por el número de especies que ahí se colectaron. En la región de las grandes islas sobresalieron Tiburón con el 42.6% de las especies y Angel de la Guarda con el 30.6%; islas como Partida, Rasa, Salsipuedes y San Esteban, también tuvieron un número importante de especies a pesar de su pequeño tamaño (Fig. 3).

DISCUSION

Composición Específica

La representación específica de las familias en las diferentes islas (Fig. 3) estuvo dominada por los xántidos, porcelánidos, májidos y alfeidos. Su comportamiento a través de los muestreos siguió un patrón más o menos definido. En la región de las grandes islas los xántidos y los porcelánidos presentaron el mayor número de especies; en la primera familia se observó una mayor constancia en su aparición, ya que de las 15 especies capturadas en la región, siete se colectaron en más de cinco islas y seis de estas (*Eurypanopeus planus, E. planissimus, Xanthodius sternberghii, Eriphia squamata, Glyptoxanthus meandricus* y *Pilumnus gonzalensis*) en casi todas; la segunda familia tuvo un comportamiento más o menos constante, con excepción de las islas Tiburón y San Pedro Mártir, en donde se encontraron 20 y 2 especies de porcelánidos, respectivamente. Los májidos y alfeidos tuvieron una aparición sobre todo irregular, tal vez debido a la presencia discontinua de habitat apropiado. A pesar de ello siempre se observaron de 1 a 8 especies de estos decápodos en las capturas.

En las islas del sur, la proporción de dichas familias se equilibró y en algunos casos como en Tortuga, San Ildefonso, Carmen, Montserrat y Santa Cruz, los májidos tuvieron más especies. Los alfeidos presentaron también un incremento específico importante, especialmente en las islas San José, Espíritu Santo y Cerralvo, coincidiendo con la existencia de pequeñas colonias de coral en la zona. La predominancia de las familias Majidae y Xanthidae en estas islas se debió a la presencia de un alto porcentaje de especies que sólo se encuentran en esta región (Tabla 1), es decir, que hasta la fecha no han sido registradas en el alto golfo, tal vez por tratarse de formas estenotérmicas, que en su distribución geográfica hacia el norte encuentran una barrera en la región de las grandes islas, lo cual indicaría la afinidad tropical de dichos decápodos. Los porcelánidos fueron superados por estas dos familias, en todas las islas y por los alfeidos en Carmen, San José y Espíritu Santo, lo cual se debió a que en este grupo, no hubo un aporte de especies provenientes del Pacífico tropical con una distribución exclusiva en las islas del sur; esto es, los porcelánidos colectados se distribuyeron a lo largo de las islas estudiadas, mostrando un comportamiento euritérmico, con excepción de aquellas especies (*Pachycheles biocellatus* y *Petrolisthes polymitus*) asociadas a coral, y de otras (*Petrolisthes haigae, P. hians* y *P. edwardsii*) que a pesar de que han sido mencionadas en el continente hasta Guaymas y Puerto Peñasco, Sonora, no fueron colectadas en la región de las grandes islas (Tabla 1). En las familias de menor dominancia, particular-



REGION DE LAS GRANDES ISLAS

1.- Angel de la Guarda
2.- Patos
3.- Estanque
4.- Partida
5.- Cardonosa
6.- Rasa
7.- Tiburón
8.- Salsipuedes
9.- San Esteban
10.- Las Animas
11.- San Lorenzo
12.- San Pedro Mártir

ISLAS DE LA PORCION SUR

13.- Tortuga
14.- San Marcos
15.- San Ildefonso
16.- Coronado
17.- Carmen
18.- Montserrat
19.- Santa Catalina
20.- Santa Cruz
21.- San José
22.- Espíritu Santo
23.- Cerralvo

Figura 1. Area de estudio.

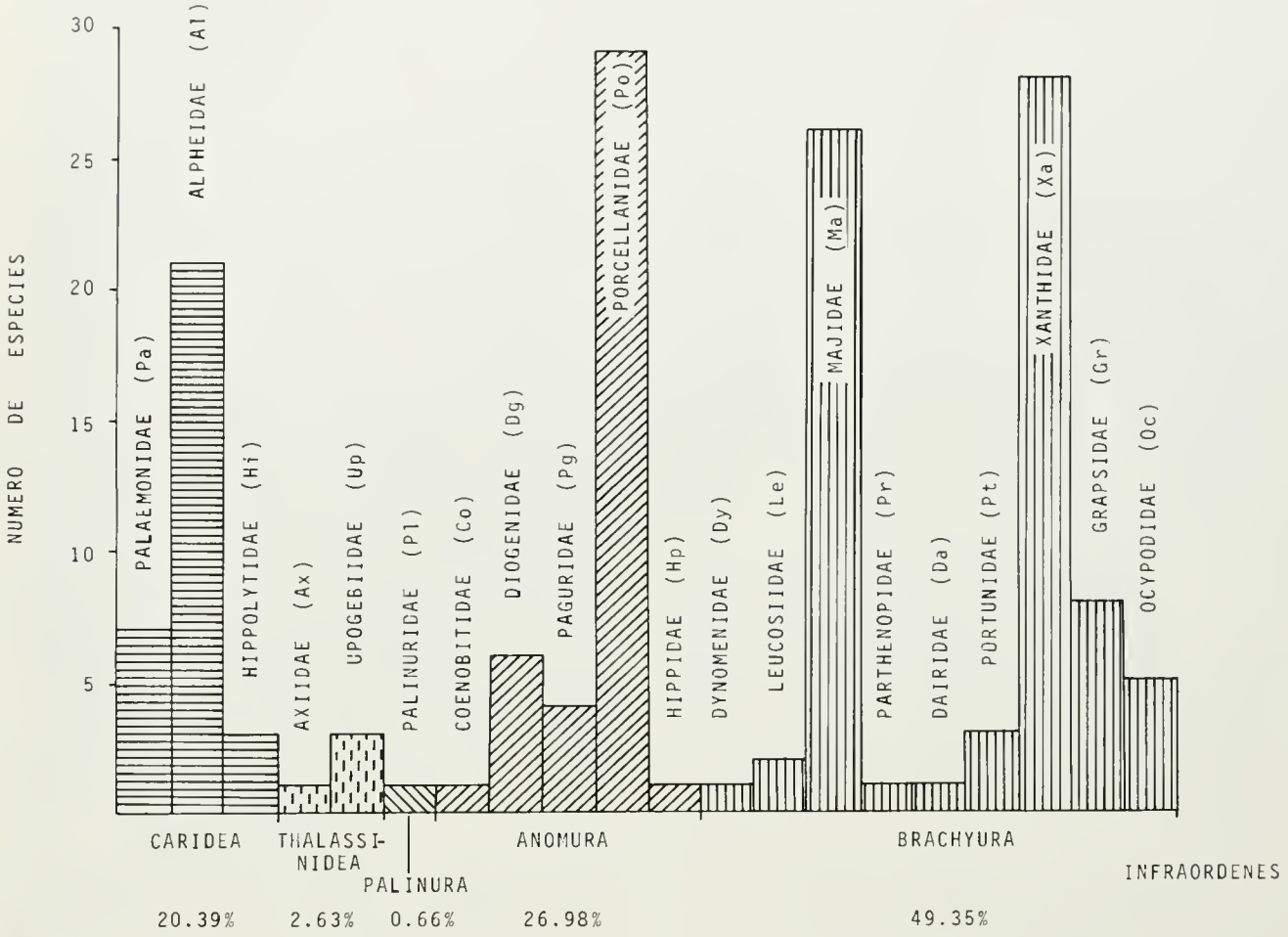


Figura 2. Número de especies por familia y proporción de cada infraorden.

mente entre los palemónidos, diogénidos, pagúridos y grápsidos, se observó una aparición constante tanto en el norte como en el sur. Algunas de las especies (*Palaemon ritteri, Paguristes anahuacus, Clibanarius digueti, Phimochirus roseus, Pagurus lepidus, Grapsus grapsus* y *Pachygrapsus transversus*) fueron capturadas frecuentemente.

Consideraciones Zoogeográficas

En cuanto a las afinidades zoogeográficas de los diferentes infraordenes de crustáceos decápodos encontrados (Tabla 2), se pudo apreciar un comportamiento distinto para cada uno de ellos, pero siempre mostrando una fuerte afinidad tropical. En los carídeos resaltó la componente tropical (87% de las especies). De este porcentaje el 44% tiene una distribución no restringida al Pacífico americano; esto es algo muy peculiar en el infraorden, principalmente en los alfeidos. En los anomuros la situación es muy particular, ya que a diferencia de los otros infraordenes, el componente endémico alcanza una buena representación con el 29.3% de las especies; los anomuros con afinidad tropical dominan también en este grupo con el 63.4%. En los braquiuros, a pesar de la gran diversidad de familias y especies que podría dar la posibilidad de una relación con otros tipos de fauna, se aprecia una estrecha afinidad tropical (70.7%), con un alto porcentaje de formas panámicas (86%), únicamente superados por los anomuros (92%).

A nivel de familia (Fig. 4), nuevamente los xántidos, porcelánidos, májidos y alfeidos, dominan en la mayoría de los complejos faunísticos. En el complejo panámico, que comprendió el 58% de las especies capturadas, la familia Xanthidae vuelve a mostrar su fuerte afinidad tropical con 22 de sus 28 especies asociadas a este tipo de fauna. Casi todas, con excepción de *Trapezia ferruginea, T. digitalis* y *Liomera* (*Liomera*) *cinctimana* que tienen una amplia distribución geográfica, se encuentran enmarcadas en la porción tropical de América. El comportamiento de los porcelánidos es único entre el resto de las familias, pues las especies tropicales superan por menos del doble (17 vs. 9) a las endémicas, sugiriendo una afinidad tanto subtropical como tropical. En los májidos también sobresale la proporción de las especies tropicales (73%), sin embargo, esta familia es la segunda más alta en cuanto a formas endémicas (5) y la más importante para euritérmicas. Los alfeidos destacan por su presencia en todos los complejos tropicales, lo que implica una distribución mundial de dichos carídeos. Según Ríos y Carvacho (1982), ésto tal vez se deba a que su relativamente baja tasa de especiación les permitió, sin sufrir cambios morfológicos importantes, alcanzar regiones cada vez más lejanas a través de las diferentes eras geológicas, o como nosotros suponemos a que es necesaria una revisión de las especies con amplia distribución, para determinar si son las mismas formas o distintas, como en el caso de *Alpheus armillatus* y de *A. normanni–A. packardii*.

Es muy clara la gran predominancia de la fauna tropical, con un 71.7% del total de especies capturadas (Fig. 5). El componente endémico aunque pequeño es de gran importancia, pues refleja en alguna forma el comportamiento de una región como el Golfo de

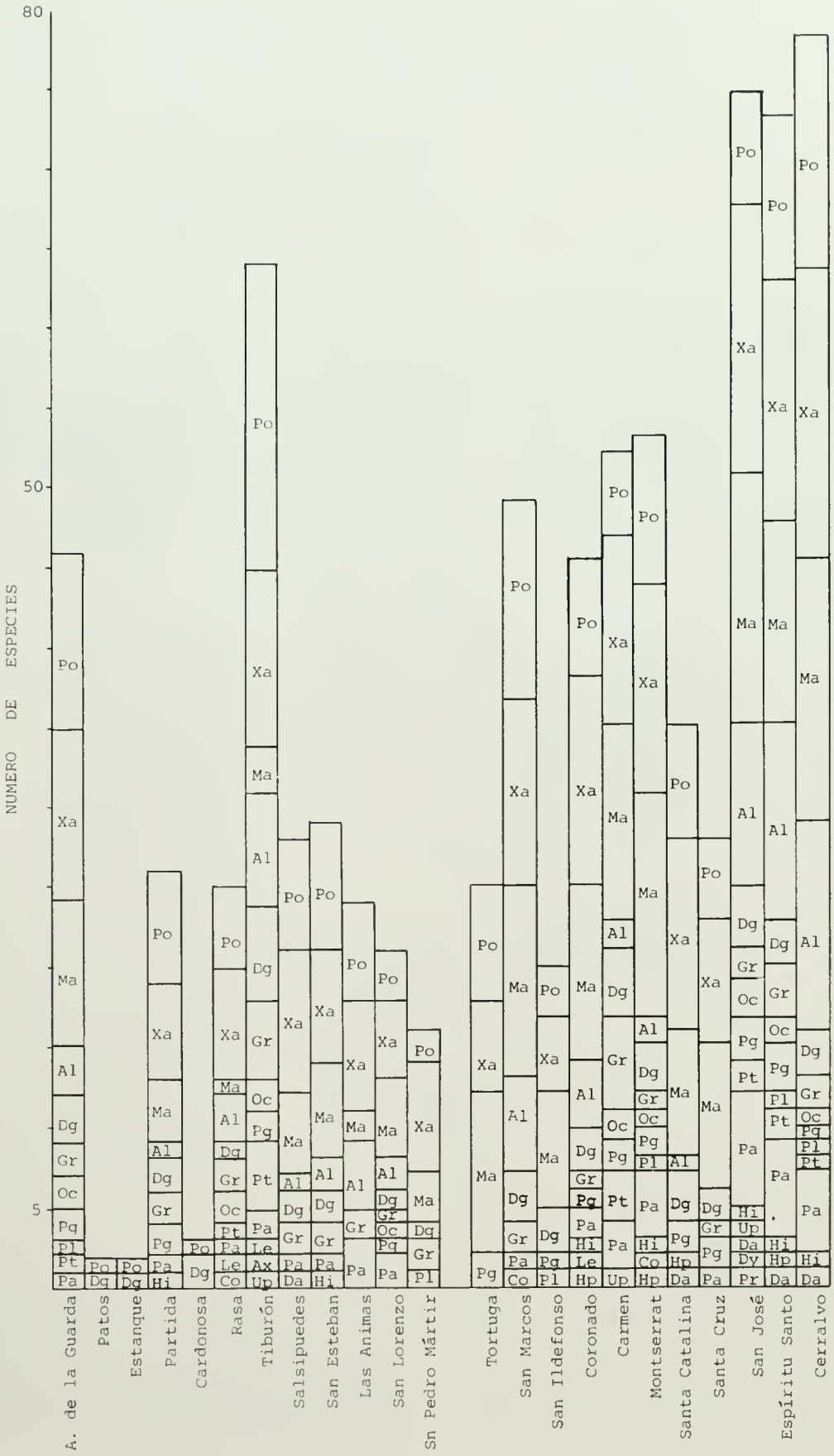


Figura 3. Representación de las familias por isla (abreviaturas de las familias en la Figura 2).

TABLA 1. Especies de las familias Alpheidae, Majidae, Porcellanidae y Xanthidae, colectadas exclusivamente en las islas del norte o del sur, así como en ambas regiones. Especies citada en la literatura para el norte (*) o el sur (**).

Familia	Norte	Sur	Sur/Norte
Alpheidae	*Betaeus longidactylus*	*Alpheus cristulifrons*	*Alpheus canalis*
	*Salmoneus ortmanni***	*Alpheus cylindricus*	*Alpheus felgenhaueri*
		Alpheus lottini	*Alpheus hyeyoungae*
		*Alpheus normanni**	*Alpheus sulcatus*
		*Alpheus paracrinitus**	*Alpheus tenuis*
		*Alpheus websteri**	*Alpheus villus*
		*Automate dolichognatha**	*Alpheus umbo*
		Pomagnathus corallinus	*Synalpheus townsendi mexicanus*
		Synalpheus charon	
		Synalpheus digueti	
		*Synalpheus nobilii**	
Majidae	*Pelia tumida***	*Epialtus sulcirostris*	*Ala cornuta*
		Eucinetops rubellula	*Epialtoides paradigmus*
		Eupleurodon peruvianus	*Epialtus minimus*
		Hemus analogus	*Eucinetops lucasi*
		Herbstia pubescens	*Eucinetops panamensis*
		*Microphrys branquialis**	*Herbstia camptacantha*
		*Microphrys triangulatus**	*Microphrys platysoma*
		*Mithrax denticulatus**	*Podochela latimanus*
		Mithrax tuberculatus	*Teleophrys cristulipes*
		*Pitho picteti**	*Thoe sulcata sulcata*
		*Pitho sexdentata**	
		Podochela veleronis	
		*Podochela vestita**	
		*Stenorhynchus debilis**	
		Tyche lamellifrons	
Porcellanidae	*Megalobrachium tuberculipes***	*Megalobrachium garthi**	*Megalobrachium sinuimanus*
	*Pachycheles calculosus***	*Pachycheles biocellatus*	*Megalobrachium smithi*
	*Pachycheles panamensis***	*Petrolisthes edwardsii**	*Pachycheles setimanus*
	*Petrolisthes armatus***	*Petrolisthes haigae**	*Petrolisthes crenulatus*
	*Petrolisthes sanfelipensis***	*Petrolisthes hians**	*Petrolisthes galapagensis*
	*Polyonyx guadriungulatus***	*Petrolisthes polymitus*	*Petrolisthes grocilis*
	*Porcellana cancrisocialis***		*Petrolisthes hirtipes*
	*Porcellana paguriconviva***		*Petrolisthes hirtispinosus*
	*Ulloaia perpusillia***		*Petrolisthes lewisi austrinus*
			Petrolisthes lewisi lewisi
			Petrolisthes nigrunguiculatus
			Petrolisthes ortmanni
			Petrolisthes schmitti
			Petrolisthes tiburonensis
Xanthidae	*Eurypanopeus planus**	*Liomera cinctimana*	*Cataleptodius occidentalis*
	*Lophopanopeus frontalis***	*Lophoxanthus lamellipes*	*Cycloxanthops vittatus*
		Microcassiope x. xantusii	*Eriphia squamata*
		*Ozius tenuidactylus**	*Eurypanopeus planissimus*
		Ozius verreauxii	*Eurytium affine*
		*Paractaea sulcata**	*Glyptoxanthus meondricus*
		Paraxanthias insculptus	*Gonopanope areolata*
		Pilumnus pygmaeus	*Gonopanope nitida*
		Platyactaea dovii	*Heteractaea lunata*
		Trapezia digitalis	*Panopeus purpureus*
		Trapezia ferruginea	*Platypodiella rotundata*
		Xanthodius stimpsoni	*Pilumnus gonzalensis*
			Pilumnus townsendi
			Xanthodius sternberghii

California, que además de presentar un mosaico faunístico con diferentes grados de afinidad con variadas regiones zoogeográficas, tiene una biota particular definida por las condiciones climáticas y oceanográficas de este mar.

Comportamiento Espacial de los Complejos Faunísticos

La distribución de los complejos faunísticos en las islas visitadas (Fig. 6) muestra también un dominio de las especies tropicales, principalmente de las panámicas. En las islas del sur esto es más evidente, en donde además se puede apreciar una diversificación de los grupos estudiados, relacionada con la riqueza de ambientes y con la estabilidad del clima que tiende a ser más tropical (Brusca 1980). En esta región, los xántidos, májidos y alfeidos alcanzan el mayor número de especies; su presencia en el complejo panámico es de gran importancia, pues comprenden más del 50% de las especies que integran este componente, tanto en las islas del norte como del sur.

TABLA 2. Número de especies y proporción (%) de los diferentes tipos de fauna por infraorden.

		Tropical				
Suborden	Endémica	Pacifico oriental	Pantropical	Subtropical	Euritérmica	Templadocalida
Caridea	2 (6.4%)	27 (87%)			1 (3.2%)	1 (3.2%)
		{15 (55.6%)	12 (44.4%)}			
Thalassinidea	1 (25%)	3 (75%)				
Palinura				1 (100%)		
Anomura	12 (29.3%)	25 (63.4%)		2 (4.8%)	1 (2.4%)	1 (2.4%)
		{23 (9.2.3%)	2 (7.7%)}			
Brachyura	10 (13.3%)	53 (70.7%)		6 (8.0%)	4 (5.3%)	2 (2.7%)
		{46 (86.8%)	7 (13.2%)}			

El grupo de los endémicos muestra una ligera predominancia en la región de las grandes islas, sobre todo en las de menor superficie debido, posiblemente, a la uniformidad de sus costas. En Tiburón y Angel de la Guarda, el complejo panámico es ligeramente mayor, por la variedad de ambientes que presentan.

Dentro de las especies endémicas resalta, en una forma más o menos constante, la presencia de las familias Porcellanidae y Xanthidae. En los porcelánidos las especies endémicas se registraron en todos los muestreos; algunas como *Petrolisthes gracilis* y *P. hirtipes* representaron un buen número (7.4 y 5.6% respectivamente) de los decápodos capturados; en el caso de la primera especie, su mayor abundancia y frecuencia se encontró en las islas del norte (712 organismos), en contraste con las islas del sur (225 organismos); la segunda, junto con *P. hirtispinosus* y *P. nigrunguiculatus*, tuvo una mayor dominancia en las islas del sur, a pesar de que fue capturada en el 91% de las islas visitadas. Es evidente que las especies endémicas de los porcelánidos mantienen su predominancia en la mayoría de las islas, indicándonos una gran aclimatación a las condiciones ambientales y fisiográficas de la región, tal vez debido a su largo tiempo de existencia en el Golfo. En esta familia las especies no restringidas al Golfo de California en su distribución geográfica, aunque superan en número a las endémicas, tuvieron una aparición muy irregular, poco abundante y tendiendo hacia las islas sureñas.

Las especies restringidas al Pacífico de nuestro país se presentan con gran constancia en casi todas las islas. En este complejo, los májidos *Thoe sulcata*, *Herbstia camptacantha* en el norte así como en el sur y *Eucinetops rubellula* y *Hemus analogus* únicamente en el sur, se alternan para mantener de dos a tres especies con esta distribución en casi todas las islas.

Otro componente que resalta por su presencia en una buena proporción de islas es el integrado por especies con una distribución en el Atlántico oriental y occidental así como en el Pacífico oriental. Sus representantes principalmente de la familia Grapsidae (*Grapsus grapsus*, *Geograpsus lividus* y *Pachygrapsus transversus*) aparecieron regularmente en las islas visitadas.

Las especies que también se distribuyen en el Indo-Pacífico, sólo se presentaron en las islas del sur, particularmente en las más cercanas a la boca del Golfo, destacando *Alpheus lottini*, *Trapezia ferruginea* y *Harpiliopsis depressus*, por su abundancia en las colectas.

Comportamiento Estacional de los Complejos Faunísticos

El comportamiento de los complejos faunísticos en las dos épocas que se observan en el Golfo, una cálida con temperaturas del mar entre los 28° y 30°C, y otra fría entre los 15° y 17°C, fue muy interesante. En invierno (Fig. 7), se podría pensar en un descenso en la proporción del componente panámico, debido a las bajas temperaturas que se registraron durante los muestreos, pero esto no sucede en forma muy evidente. En las islas pequeñas del cinturón insular, las formas panámicas mantienen su representación con especies de xántidos y májidos. Aún con temperaturas muy bajas, estos decápodos encuentran condiciones adecuadas, incluso para alcanzar altas abundancias. Hacia el sur se percibe un incremento gradual de las especies panámicas, tanto en invierno como en verano (Fig. 8), en donde además de los xántidos y májidos aclimatados, se agregan otras especies estenotérmicas (Tabla 1), que ante las condiciones bajas de temperatura son incapaces de prosperar en las islas del norte, aunque durante el verano algunas de ellas pueden detectarse en esta región. En las islas de mayor superficie del cinturón insular, Angel de la Guarda y Tiburón, se observa otro patrón con un número mayor de especies que aprovechan, aún con temperaturas bajas, la mayor disponibilidad de habitat para establecerse.

El componente endémico tuvo un incremento durante el invierno en las islas del norte, lo cual era muy probable de esperarse, por la aclimatación de estos crustáceos a las condiciones ambientales del Golfo. En la región de las grandes islas, la familia Porcellanidae encuentra su florecimiento en esta época, ya que en algunas islas, sus especies integran una buena proporción de las formas nativas.

En las islas del sur en general y en las dos épocas, se alcanza un equilibrio en la presencia de estas cuatro familias dentro de los diferentes complejos faunísticos, excepto tal vez en el endémico donde los porcelánidos mantienen su predominancia.

En invierno, tanto en algunas islas del norte como del sur, se detectó un mayor número de especies que en las mismas islas en verano. Tal fue el caso de Tiburón, San Esteban, Salsipuedes, San Marcos y Coronado; aunque se podría pensar en deficiencias durante el muestreo, es importante tener en cuenta que estos resultados se obtuvieron aún con temperaturas no muy adecuadas para una colecta óptima.

Finalmente, el comportamiento de los complejos faunísticos en las épocas mencionadas no muestra un cambio drástico en su proporción (Fig. 9); sólo ligeros incrementos del endémico en las islas del norte en el invierno, del panámico en las islas del sur durante el verano y del mexicano en las islas del norte también en el verano. Esto indica que por lo menos durante nuestros muestreos y en las islas visitadas, no ocurrió una muerte masiva de organismos, como ha sido mencionado por otros autores en regiones del alto golfo (Brusca y Wallerstein 1979, Brusca 1980, Laguna 1985).

LITERATURA CITADA

Brusca, R. C. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. 2a. Ed. University of Arizona Press, Tucson, U.S.A.

Brusca, R. C., y B. Wallerstein 1979. Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography for the region. Bulletin of the Biological Society of Washington 3:67–105.

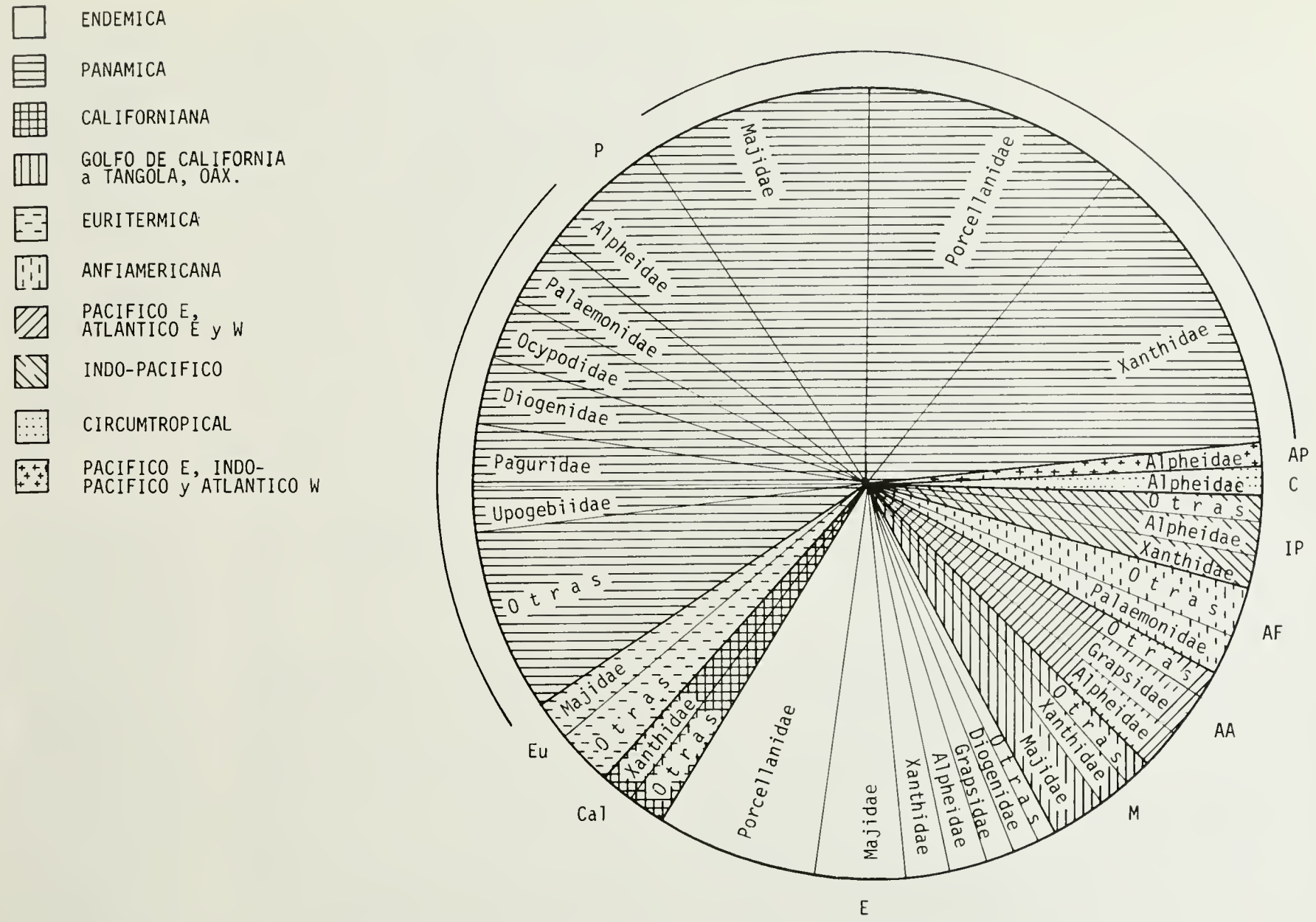


Figura 4. Proporción de cada familia de acuerdo a su afinidad hacia uno o varios complejos faunísticos.

TROPICAL	71.7%
ENDEMICO	17.1%
EURITERMICO	3.9%
TEMPLADO-CALIDO	2.6%
SUBTROPICAL	4.6%

TROPICAL:

P =	57.8%
AA =	4.6%
AF =	3.2%
IP =	3.9%
AP =	0.6%
C =	1.3%
Total =	71.7%

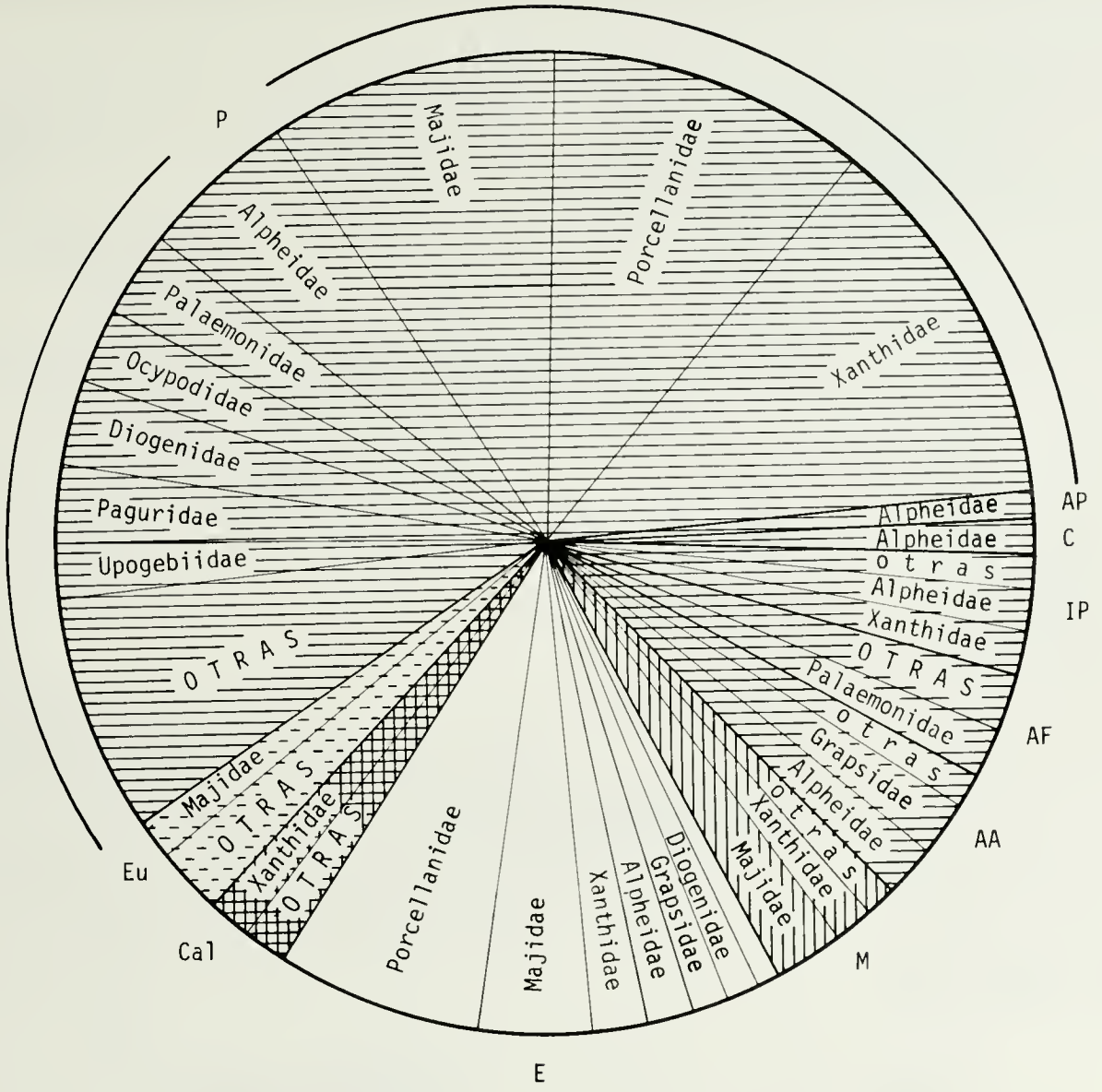


Figura 5. Proporción de los tipos de fauna reconocidos por familias.

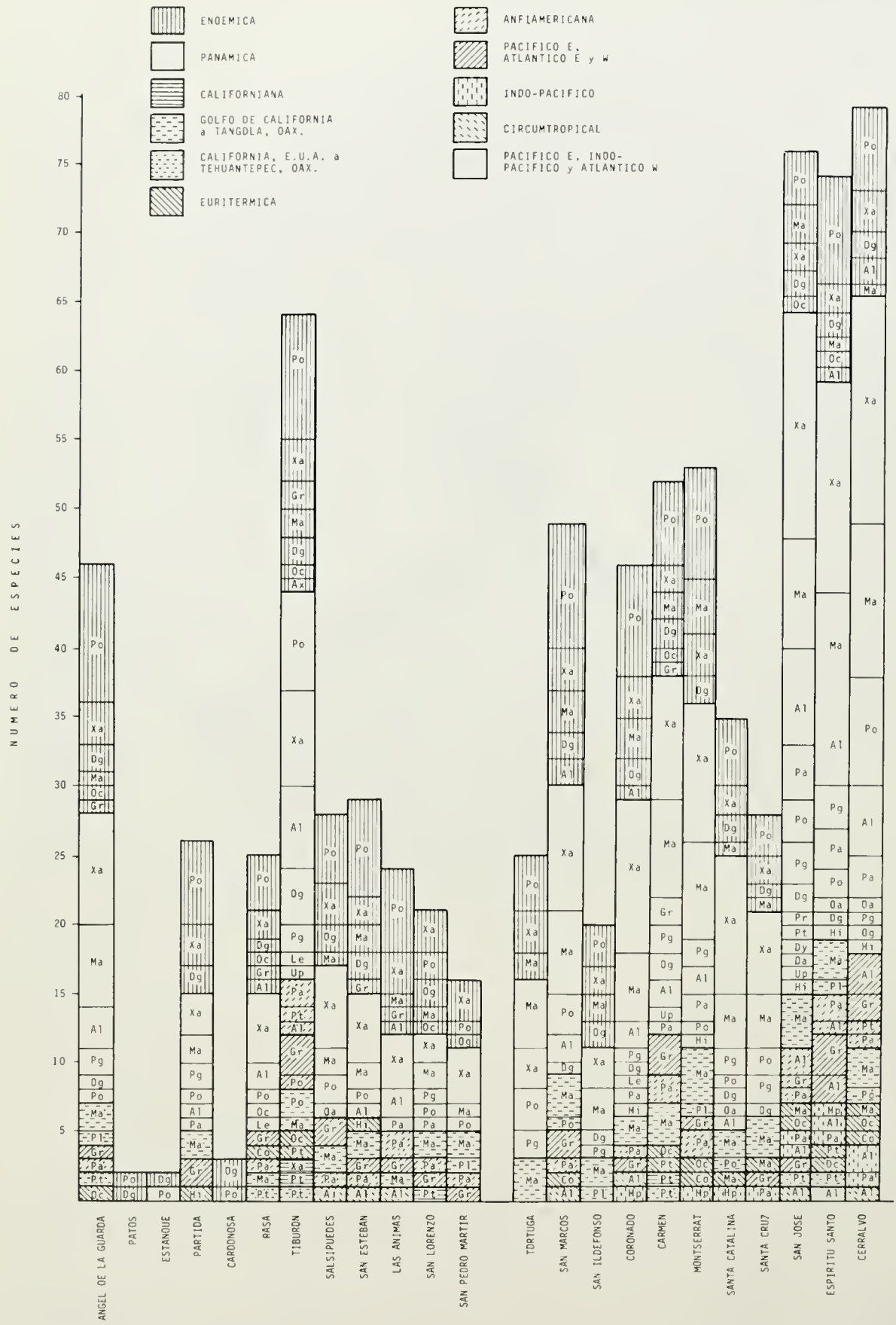


Figura 6. Representación de los complejos faunísticos por familia, en cada isla (abreviaturas de las familias en la Figura 2).

Figura 7. Representación de los complejos faunísticos por familia, en cada isla [invierno] (abreviaturas de las familias en la Figura 2).

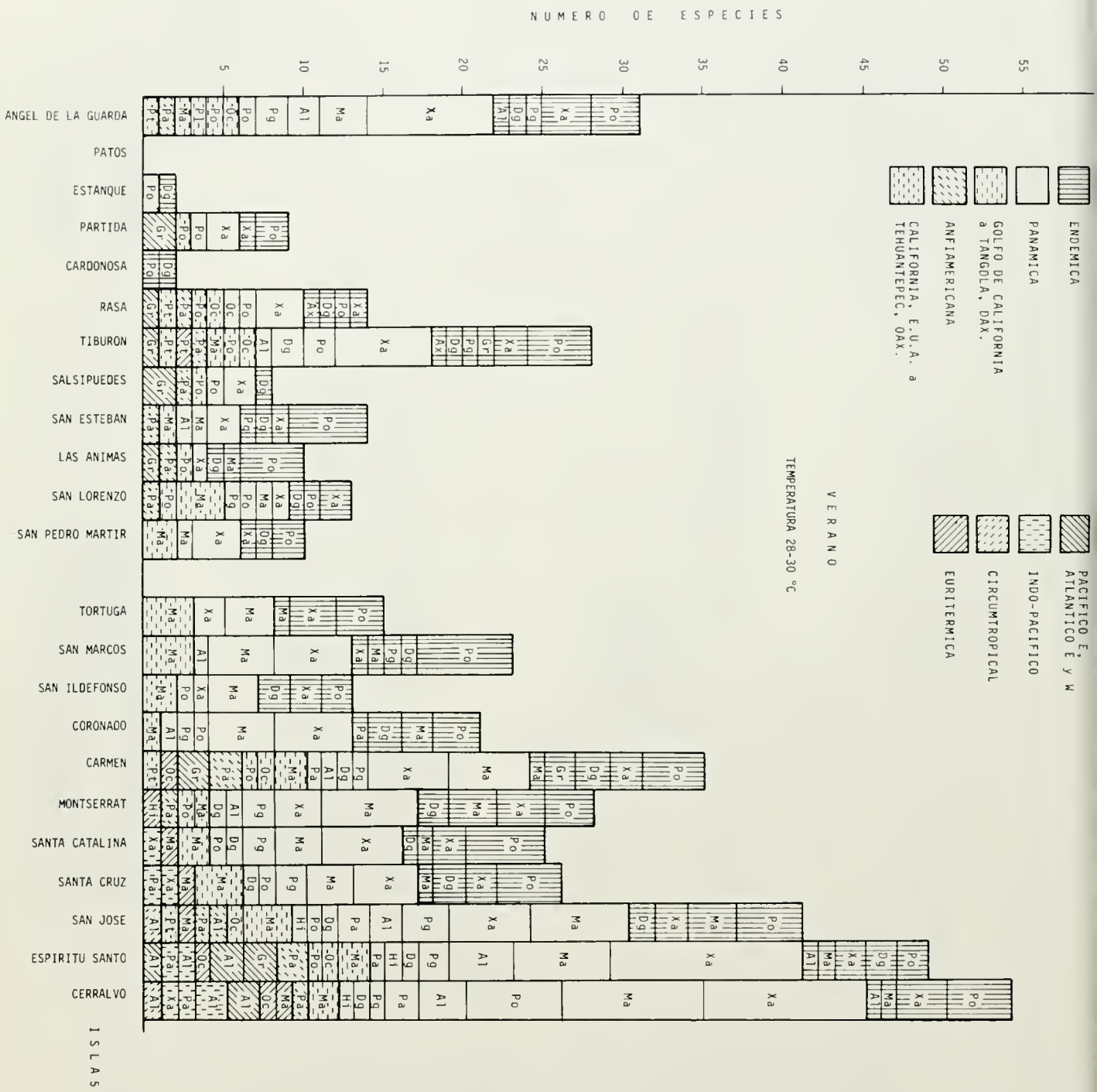


Figura 8. Representación de los complejos faunísticos por familia, en cada isla [verano] (abreviaturas de las familias en la Figura 2).

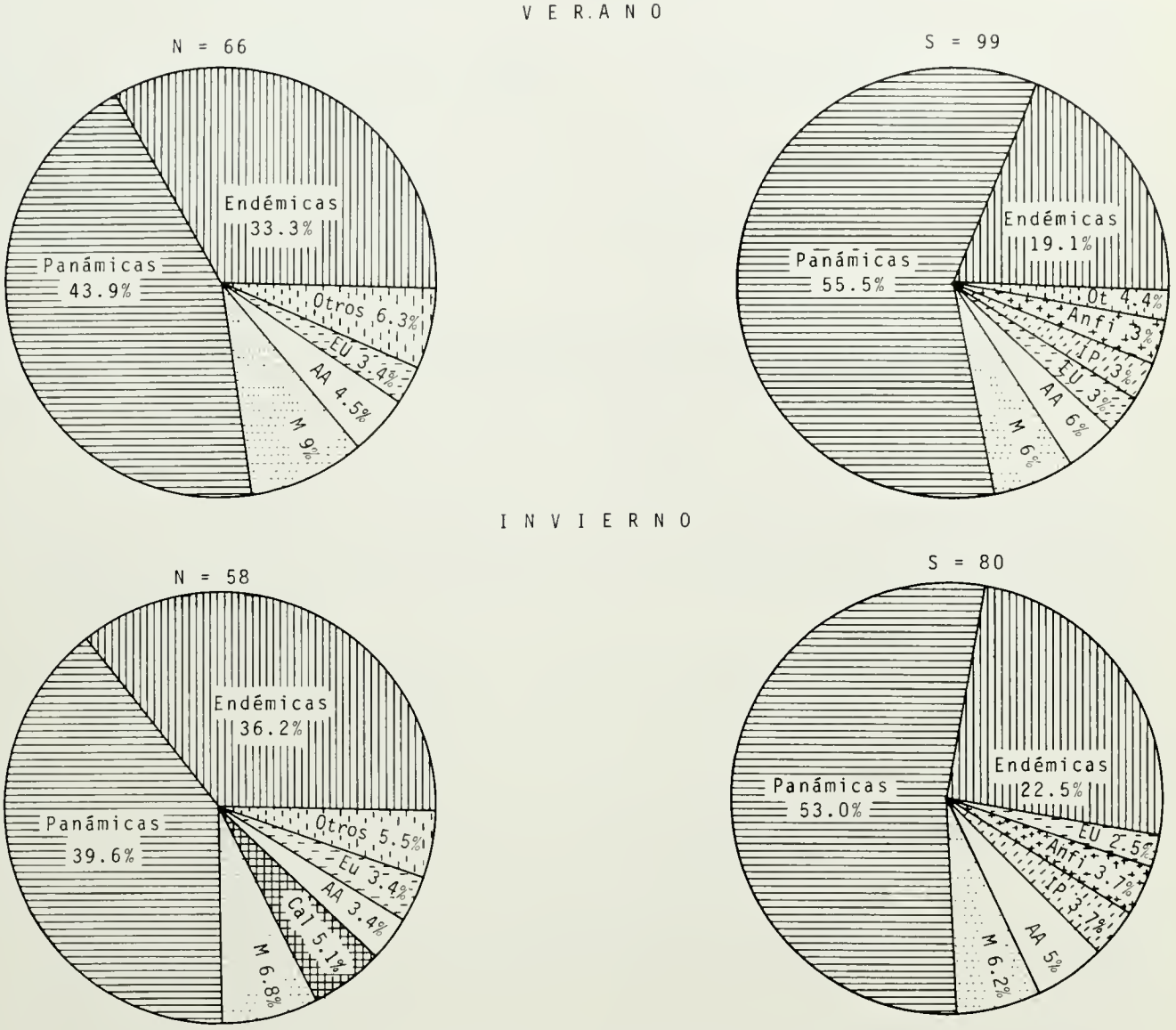


Figura 9. Proporción por especie de los complejos faunísticos, en verano e invierno.

Carvacho, A. 1980. Los porcelánidos del Pacífico americano: Un análisis biogeográfico (Crustacea: Decapoda). Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 9(1):279–294.

Correa, F. S. 1988. Biogeografía de los cangrejos (Brachyura) del Golfo de California. Tesis de Maestría, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Baja California, México.

Garth, J. S. 1960. Distribution and affinities of the brachyuran Crustacea. Systematic Zoology 9(1–4):105–123.

Kim, W., y L. G. Abele. 1988. The snapping shrimp genus *Alpheus* from the eastern Pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Smithsonian Contributions to Zoology 454.

Laguna, G. J. 1985. Systematics, ecology, and distribution of barnacles (Cirripedia: Thoracica) of Panama. M.S. Thesis, University of California, San Diego, California, U.S.A.

Rios, R., y A. Carvacho. 1982. Caridean shrimps of the Gulf of California. 1. New records, with some remarks on amphiamerican distribution. Pacific Science 36(4):459–465.

Secretaría de Gobernación/UNAM. 1988. Islas del Golfo de California. Secretaria de Gobernación, México, D.F, México.

Villalobos-Hiriart, J. L., J. C. Nates, A. Cantu, M. D. Valle, P. Flores, E. Lira, y P. Schmidtsdorf. 1989. Listados Faunísticos de México. 1. Crustáceos Estomatópodos y Decápodos Intermareales de las Islas del Golfo de California. México Instituto de Biología, Universidad Autónoma Nacional de México, D.F., México.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 12 1 November 1992

Living and Fossil Populations of a Western Atlantic Barnacle, *Balanus subalbidus* Henry, 1974, in the Gulf of California Region

Robert J. Van Syoc

*Scripps Institution of Oceanography La Jolla, California 92093, U.S.A.**

ABSTRACT.—Living specimens of *Balanus subalbidus* Henry, 1974, formerly known only from the northeastern United States, Trinidad, and the Gulf of Mexico, have been discovered in Laguna Salada, northern Baja California. Laguna Salada is a dry lake that is occasionally flooded through connections to the Colorado River delta and the uppermost Gulf of California. Apparently, when high water flow through the lower delta coincides with high tides in the northern Gulf of California, the dry lake bed is subject to flooding and subsequent colonization by marine organisms, including barnacle larvae.

The currently interrupted connection of the lowest elevations within the dry bed of Laguna Salada with the Gulf of California was most recently achieved via an excavated channel to the Rio Colorado delta. It was from this channel that living specimens of *Balanus subalbidus* were collected. These specimens are nearly indistinguishable from a recently described fossil species, *Balanus canabus* Zullo and Buising, 1989, from the Bouse Formation (Mio–Pliocene) of the Colorado River drainage, and these species are herein synonymized.

Fossil barnacles in the Bouse Formation, along the lower Colorado River, indicate that over several million years barnacles have colonized the old river delta at the northern end of the Gulf of California repeatedly.

The existence of *B. subalbidus* (= *B. canabus*) in the eastern Pacific is evidence that the species has occurred in this range since the Mio–Pliocene. The Gulf population has probably been separate genetically from the northwestern Atlantic/Caribbean populations for at least 3 million years, the estimated date of last closure of the Panama seaway. Because the major marine waterway between the western Atlantic and the eastern Pacific was disrupted much earlier, it is likely that the true period of genetic isolation has been much longer. Molecular data for other amphi-American Cirripedia suggest that isolation of genetic lineages took place about 5 million years ago.

RESUMEN.—Especies vivientes de *Balanus subalbidus* Henry, 1974, anteriormente conocidas sólamente en el noreste de los Estados Unidos de América, Trinidad y el Golfo de México, han sido descubiertas en La Laguna Salada, Baja California Norte. La Laguna Salada es un lago seco que es ocasionalmente inundado a traves de conexiones con la delta del Río Colorado y la parte norte del Golfo de California. Aparentemente, cuando un gran flujo de agua coincide con altas mareas en el norte del Golfo de California, el lago seco es sujeto a inundaciones y posteriormente colonización de organismos marinos, incluyendo larvas de percebes.

La actualmente interrumpida conexión de la elevación mas baja dentro del cauce seco de la Laguna Salada con el Golfo de California, recientemente fué obtenida vía una excavación del canal a la delta del Río Colorado. De este canal, muestras vivas de *Balanus subalbidus* fueron colectadas. Estas muestras son practicamente indistinguibles a una especie fósil recientemente descrita, *Balanus canabus* Zullo y Busing, 1989, de la formación Bouse (Mio–Plioceno) del Río Colorado.

Fósiles de percebes en la formación Bouse indican que percebes han colonizado la delta del Río Colorado en el norte del Golfo de California repetidas veces en el transcurso de varios millones de años.

La existencia de *B. subalbidus* (*B canabus*) en el este del Océano Pacifico es evidencia que esta especie ha ocurrido en esta area desde el Mio–Plioceno. La populacion del Golfo probablemente ha sido separada genéticamente de las populaciones del Atlántico noroeste/Caribe por lo menos 3 millones de años, fecha aproximada de la última clausura del pasaje marino de Panamá. Debido a que esta clausura del pasaje entre el oeste del Atlántico y el este del Pacífico fue interrumpida con anterioridad, es aparente que el verdadero período de aislamiento genético ha sido mucho mas largo. Datos moleculares de otros cirrópodos amphi-Americanos sugieren que el aislamiento de lineages genéticos ocurrió cerca de 5 millones de años.

INTRODUCTION

The discovery reported here, of living and fossil specimens of *Balanus subalbidus* in the Gulf of California region, is partial evidence of a natural amphi-American distribution that dates from at least the Mio–Pliocene.

Many marine species occur on both coasts of Mesoamerica. In *The Origin of Species* (1859), Charles Darwin noted Dr. Gunther's observation that about 30% of the fish species were the same on the opposite sides of the Isthmus of Panama and that this fact had led naturalists to believe that the isthmus was formerly open. We now know that the isthmus was indeed submerged until the Pliocene. Fossil evidence indicates that the Caribbean and the eastern Pacific shared a molluscan fauna shortly before that time (Woodring 1966).

*Current address: Department of Invertebrate Zoology and Geology, California Academy of Sciences, Golden Gate Park, San Francisco, California 94118, U.S.A.

The faunal similarity between the Caribbean and the tropical eastern Pacific has been noted for certain crustacean groups (Wicksten 1983, Rios and Carvacho 1982). However, it is clear that the two components of the formerly shared Caribbean–Pacific fauna have diverged since the closure of the transisthmian seaway. Data from protein electrophoresis studies have been used to calculate genetic distances (Nei's *D*, see Nei 1972) of 0.32 (Gorman and Kim 1977) and 0.214 (Vawter et al. 1980) between fish populations on either side of the isthmus. This has been interpreted as representing genetic isolation for about 3.8 to 5 million years.

A similar time of divergence, 5 million years, was calculated by Laguna (1987) in a protein electrophoresis study of *Euraphia rhizophorae* (de Oliveira) and *Euraphia eastropacensis* Laguna, sibling species of barnacles. These were considered to be a single species prior to Laguna's work, which also described morphological differences. The name of de Oliveira's species suggests that it is limited to mangrove habitats. However, its sibling, Laguna's species, occurs on rocks in the high intertidal zone along eastern Pacific shores. Currently, only one species of intertidal barnacle of open coasts, *Tetraclita stalactifera* (Lamarck), is known to occur in both the eastern tropical Pacific and the Caribbean.

Southward and Newman (1977) have suggested that ecological factors have been responsible for the disappearance of most amphi-American barnacle distributions. They noted that the difference between eastern Pacific and Caribbean faunas has evolved not only because of the obvious physical barrier to gene flow, allowing genetic drift, but also from the selective forces of radically different environments. These forces are implicated in the regional extinction of many species of mollusks (Woodring 1966, Vermeij 1978, Petuch 1982), barnacles (Southward and Newman 1977, Spivey 1981), and corals (Porter 1972, Dana 1975, Frost 1977, Heck and McCoy 1978).

METHODS AND MATERIAL EXAMINED

Collections of dried specimens from the northern end of the dry Laguna Salada were made in November 1989 by Antje Boetzius (Fig. 1). Additional dry and living specimens were collected from a small channel in the southeastern arm of Laguna Salada in January 1990 (SIO C9613). Dead shells were collected from the Rio Hardy in January 1990. Salinity of water at the Rio Hardy (2 ppt) and southern Laguna Salada (34 ppt) locations was calculated from density measurements. Anna Buising kindly donated specimens of *Balanus canabus* from the type locality. Specimens of *Balanus subalbidus* from Chesapeake Bay (USNM 181526) were lent by Dr. Thomas A. Bowman of the U.S. National Museum of Natural History. All specimens of *Balanus subalbidus* from Laguna Salada and the Bouse Formation have been cataloged into the benthic invertebrate collection at Scripps Institution of Oceanography, University of California, San Diego. Specimens illustrated herein are in the collection of Scripps Institution of Oceanography (SIO C9614).

TAXONOMY: CLASSIFICATION AND COMPARISONS

Living specimens collected from Laguna Salada agree with Henry's (1974) description of *Balanus subalbidus*. Key characters include a multidenticulate labrum, cirri III–VI without erect teeth below posterodistal angles, parietal tubes forming a single row, with transverse septa, sheath vesicular, basal margin of tergum

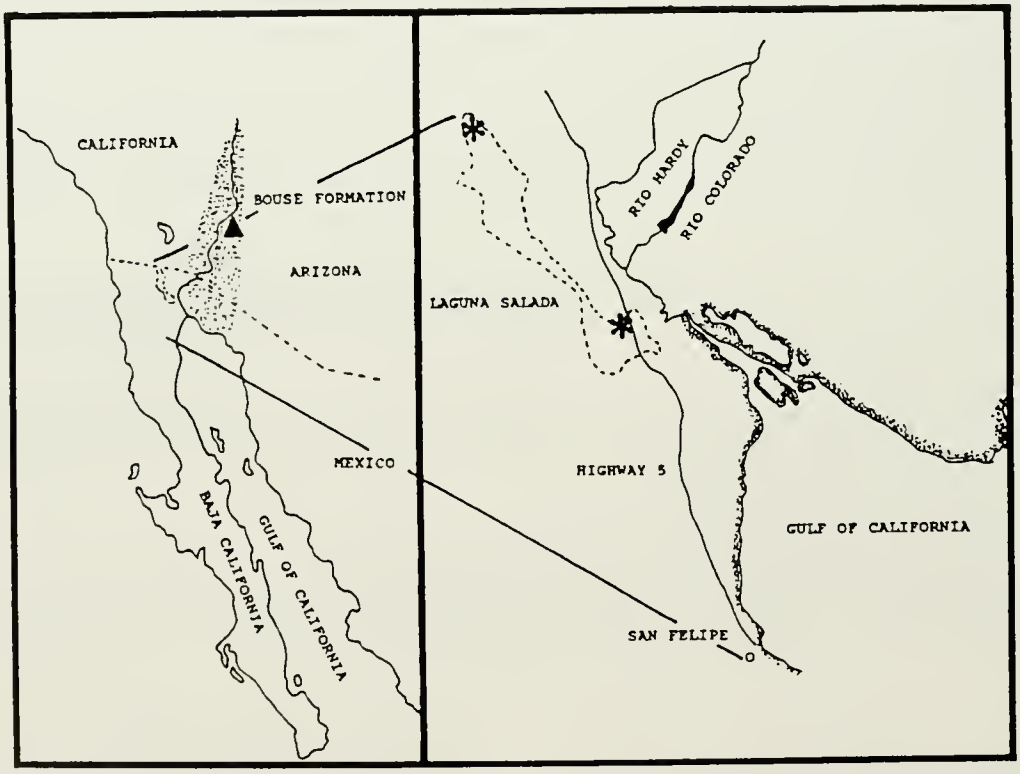


Figure 1. Left, Gulf of California region, with Bouse Formation, from which *Balanus canabus* was originally described, denoted by stippling. The type locality is marked by a triangle. Right, detail of northeastern Baja California showing Laguna Salada. The sites of current collections of *Balanus subalbidus* are represented by asterisks.

sloping to spur on scutal side, and straight or slightly concave, on carinal side. As discussed below, the eroded and broken fragments of the fossil form agree with the hard parts of the living specimens.

Within the Balanidae, a multidenticulate labrum is found only in members of the *Balanus amphitrite* group, specifically *B. amphitrite* Darwin, 1854 (= *B. amphitrite saltonensis* Rogers, 1949), *B. improvisus* Darwin, 1854, *B. eburneus* Gould, 1841, and *B. subalbidus*. Of these, only *B. eburneus* and *B. subalbidus* have parietal tubes crossed by transverse septa and also possess a vesicular sheath. *Balanus subalbidus* can readily be distinguished from *B. eburneus* by its lack of longitudinal striae on the scuta and the straight or only slightly concave basal margin on the carinal side of the tergal spur (Henry and McLaughlin 1975).

Because fossil *B. canabus* specimens lack soft parts, it is not possible to determine whether or not they had a multidenticulate labrum or erect teeth on cirri III–VI below the posterodistal angle. However, *B. subalbidus* and *B. eburneus* are distinguished from all other members of the *amphitrite* group noted above by possessing a vesicular sheath. Therefore, a determination must be made solely on this shell character and the tergal morphology, which differentiates *B. subalbidus* from *B. eburneus*.

Zullo and Buising (1989) distinguished *B. canabus* from *B. subalbidus* by noting that *B. subalbidus* has a "broader scutum with the adductor and articular ridges nearly confluent, and a tergum with a spur fasciole and a broader spur." An examination of specimens from the type locality of *B. canabus* (SIO C9614) and specimens attributable to *B. subalbidus* from both Laguna Salada (SIO C9613) and the western Atlantic (USNM 181526) suggests that these differences are due to ontogenetic and environmentally induced variation (Fig. 2). Indeed, fossil and living specimens of the same general size (less than 8 mm in carino-rostral diameter) have a very similar ratio of distance from tergal spur to basiscutal angle/spur width (Table 1). Similarly, ratios of scutum width to height show little variation between the two populations (Table 2).

Smaller specimens, such as those present in great numbers in Zullo and Buising's samples, tend to have less calcification between the adductor and articular ridges. This weak gap between the ridges is also visible in smaller living specimens from Laguna Salada (Fig. 2). In Henry's (1974) original description of *B. subalbidus*, she noted that the opercular valves of some specimens are thin and the scutum is especially thin on both sides of the adductor ridge.

Zullo and Buising (1989) also commented on the thinness of the shell of *B. canabus*, noting that such thinness is common in species that inhabit brackish waters. The described shells of *B. canabus* are also worn and broken, perhaps as the result of washing down the Colorado River from original "life" positions in the fossil estuary sediments to present depositional sites in channel lags. Zullo and Buising (1989) noted that $^{87/86}Sr$ values for an algal tufa that occurred with the barnacles, and for the barnacle shells themselves, indicate lowered salinity in the former delta site. In fact, they state that the "abundance of barnacles, and thinness and morphological variability of their plates, indicate rapid, seasonal growth in waters of lowered salinity."

Therefore, it appears that this intraspecific variation is attributable to environmental influence, and *B. canabus* is herein relegated to junior synonymy with *B. subalbidus*. Similar intraspecific differences are found between coastal *Balanus amphitrite* populations and the population in the land-locked Salton Sea, an example of environmentally induced variation between populations that have been genetically isolated for less than 50 years.

McLaughlin and Henry (1975) found morphometric differences between these populations and suggested that they be considered distinct sub-species. Newman and Ross (1976) recognized that *Balanus amphitrite saltonensis* was most likely an environmental variant of *Balanus amphitrite* and therefore should not be considered a separate subspecies.

I carried out a simple experiment in the spring and summer of 1990 to test the Newman and Ross hypothesis. I built settling plates by placing glass microscope slides in wooden racks. These racks were then placed in shallow (less than 1 m deep) water in the Salton Sea. One week later, the racks, covered with newly settled barnacles, were removed and transported to Mission Bay, San Diego, where then were suspended from a boat and allowed to grow. Each week, for several weeks, barnacles were sampled from the plates and preserved for later analysis.

TABLE 1. Parameters for distance of tergal spur from basiscutal angle/spur width.

Taxon	Range	Mean	Standard Deviation	Source
B. amphitrite amphitrite	0.51–2.00	1.02	0.33	McLaughlin and Henry (1975)[a]
B. amphitrite saltonensis	0.42–2.65	1.37	0.39	McLaughlin and Henry (1975)
B. amphitrite saltonensis	0.72–1.18	1.01	0.29	This study; raised in Mission Bay, San Diego
B. canabus	0.41–0.91	0.63	0.18	This study; Bouse Formation
B. subalbidus	0.41–1.08	0.66	0.23	This study; Laguna Salada
B. subalbidus	0.27–0.73	0.47	0.13	McLaughlin and Henry (1975)

[a]McLaughlin and Henry values for specimens less than 8 mm in carinorostral diameter.

TABLE 2. Ratio of scutum width to height in *Balanus*.

Taxa	Range	Mean	Standard Deviation	Source
B. canabus	0.731–0.982	0.865	0.086	This study; Bouse Formation
B. subalbidus	0.757–01.02	0.890	0.079	This study; Laguna Salada

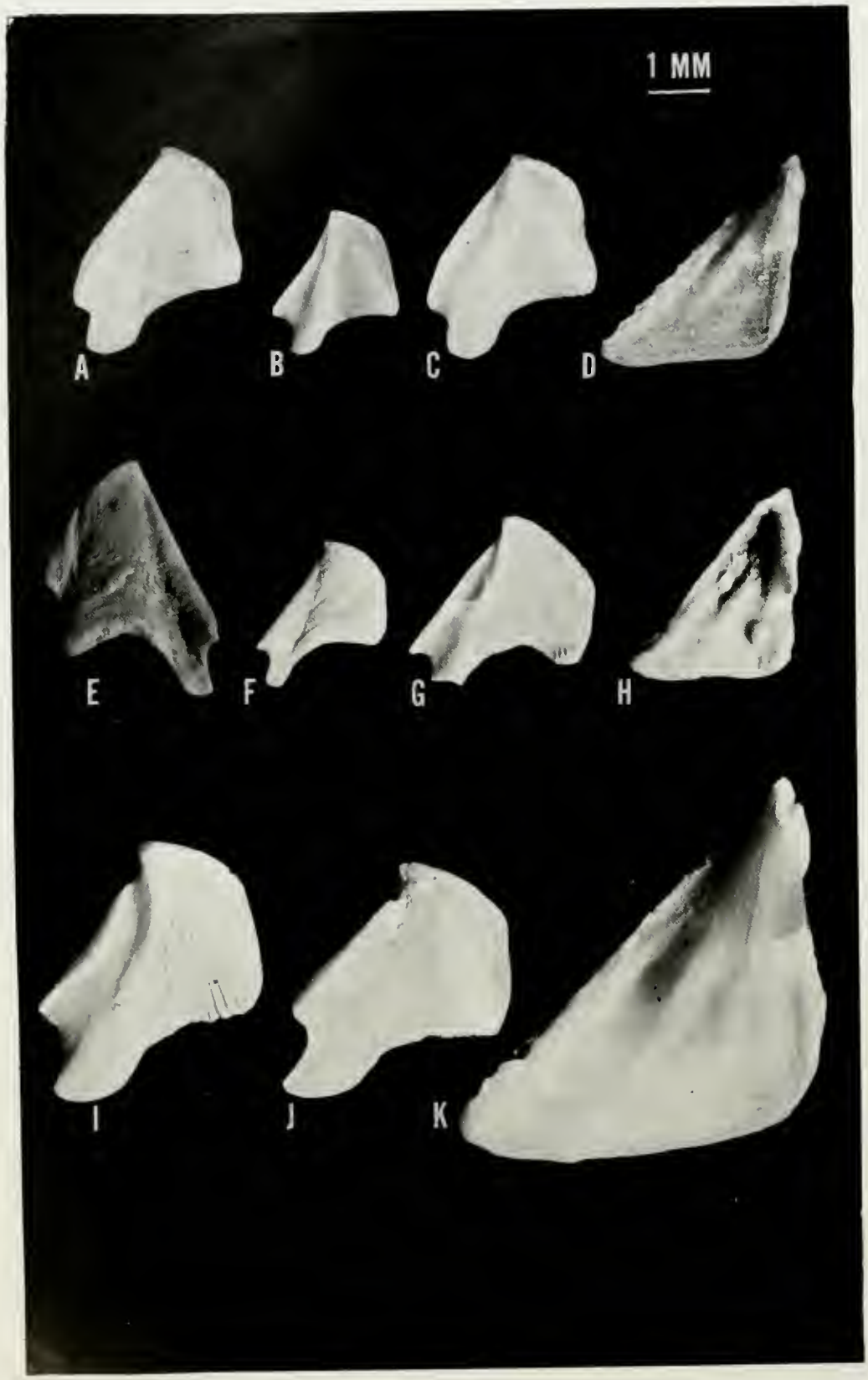


Figure 2. A–C, terga; D, scutum of *B. subalbidus*, Laguna Salada (SIO C9613). E–G, terga; H, scutum of *B. canabus*, Bouse Formation (SIO C9614). I, J, terga; K, scutum of *B. subalbidus*, Chesapeake Bay (USNM 181526).

McLaughlin and Henry (1975) found significant differences between coastal and Salton Sea populations of *B. amphitrite* in the ratios listed in Table 1. However, the ratios for the barnacles raised in Mission Bay are clearly closer to those of the coastal population measured by McLaughlin and Henry (Table 1). Although water temperatures tend to be slightly higher in Mission Bay than along the coast, the bay is nearly a coastal environment in terms of general water chemistry. It is tidal, and measurements based on density showed no salinity difference between bay and coastal sea water.

DISCUSSION

Formation of the Gulf of California began during the Mio–Pliocene as a rift along the trace of the San Andreas fault (Buising 1988). Although details of the development of the proto-Gulf are poorly understood, mid- to late-Miocene marine sediments along its margins are evidence of marine incursions before the tectonic activity that led to the northwestward movement of the Baja California peninsula and the opening of the present Gulf of California (Buising 1988).

Habitats present in the long narrow estuary or temporary marine flood basins of the proto-Gulf must have provided an opportunity for colonizing species able to survive the fluctuations in temperature and salinity that would accompany such an environment. Barnacles of the *Balanus amphitrite* group are known to thrive in such situations (Newman 1967), and *Balanus subalbidus* is currently found on most available substrata in brackish environments along the east coast of the United States, the Gulf of Mexico, and Trinidad (Henry and McLaughlin 1975).

A population of a closely related species, *Balanus amphitrite* Darwin, 1854 (= *Balanus amphitrite saltonensis* Rogers, 1949, as noted above), dominates the shallow saline waters of the Salton Sea in southern California. A small number of individuals of *B. amphitrite* were probably introduced in 1942 on a seaplane buoy trucked from San Diego Bay to the Salton Sea (Rogers 1949). With no known competitors and few predators, the barnacle population increased rapidly and is now so large that disarticulated shells wash ashore to form a major component of the new sediment along beach margins and in some cases form berms ankle deep (Walker 1961, pers. obs.).

Such abundance recalls the large number of *Balanus subalbidus* (= *B. canabus*) shells present in the fossil sediments of the Bouse Formation of southern Arizona and California (Buising 1988). A natural invasion and population explosion as a result of an ecological release similar to those experienced by *B. amphitrite* in the Salton Sea could have produced the shell beds of fossil *Balanus subalbidus* in the Bouse Formation as well as the Recent populations of *B. subalbidus* lining the dried shores of Laguna Salada.

Current searches for additional living or fossil specimens of *B. subalbidus* in the northern Gulf region and genetic comparisons with western Atlantic populations may add further weight to this argument.

In general, differences in growth between *B. canabus* and *B. subalbidus* are analogous to those between the Salton Sea and San Diego Bay *B. amphitrite*.

Specimens of *B. amphitrite* from San Diego Bay are quite different in shell morphology from those found in the Salton Sea (Rogers 1949, Henry and McLaughlin 1975). The wall plates of *B. amphitrite* usually form a "typical" balanomorph conical shape; however, Salton Sea specimens produce cylindrical or tulipiform growths (Fig. 3). These growth forms are common when the barnacles are crowded, especially in estuarine or lagoon environments (Zullo and Buising 1989, Newman pers. comm., pers. obs.).

In Salton Sea barnacles the tergum is less heavily calcified and the tergal spur is narrower than that of San Diego Bay specimens (Table 1 and Fig. 3; Henry and McLaughlin 1975).

Although the general chemical composition and wide temperature fluctuations of the Salton Sea are similar to those of the ocean, sulfate levels are much higher in the Salton Sea, and it is polluted by the agricultural runoff from irrigation drainage (Walker 1961). These factors may be at least partially responsible for the reduced calcification of the opercular and wall plates.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The fossil barnacle described as *Balanus canabus* should be considered conspecific with *B. subalbidus*. Shell morphology and characteristic growth forms are of barnacles living in environments of low salinity or unusual chemistry commonly vary, and an analogy may be made between populations of *B. subalbidus* and populations of *B. amphitrite* (Tables 1 and 2). The circumstances that result in the calcification differences seen in both cases probably denote plasticity of phenotype under environmental stress rather than genetic divergence or species differences.

Balanus subalbidus was previously known only from the western north Atlantic and the Gulf of Mexico (Henry and McLaughlin 1975). *B. subalbidus* was the only species out of the four in the *Balanus amphitrite* group (as defined by Henry and McLaughlin 1975) that did not have an amphi-American distribution. However, *B. improvisus*, *B. eburneus*, and *B. amphitrite* are thought to have been introduced into the Pacific by human activity (Carleton and Zullo 1969, Matsui et al. 1964, Zullo 1966). The fossil evidence of *Balanus subalbidus* in the northern Gulf of California region indicates a naturally derived amphi-American distribution since the Mio–Pliocene.

There is a natural tendency to compare "new" east Pacific species more closely with west Pacific than with west Atlantic species, and there is compelling evidence for gene flow between populations in the west and east Pacific (tropical shore fishes, Rosenblatt and Waples 1986; corals, Richmond 1987; Mollusca, Emerson 1989). Furthermore, the disparate environments of the Caribbean and eastern Pacific have led to large-scale biotic differences between them (Southward and Newman 1977, Vermeij and Petuch 1986). However, the similarity of certain components of the east Pacific and Caribbean/west Atlantic faunas should not be discounted.

ACKNOWLEDGMENTS

It was Antje Boetzius' curiosity and perceptive mind that led to the original collection of *Balanus subalbidus* in the eastern Pacific. I thank her for showing me these specimens and hope she continues to see the world around her with such clarity. Dr. Thomas A. Bowman of U.S. National Museum kindly provided specimens of *Balanus subalbidus* from Chesapeake Bay. Dr. Anna Buising very generously donated a large number of specimens from the type locality of *Balanus canabus* to the collections at Scripps Institution of Oceanography. William A. Newman first suggested that the original specimens from Laguna Salada might be unusual. His constant advice and help have been invaluable and I am deeply grateful for his patience. I also thank Richard C. Brusca and two anonymous reviewers for their thoughtful comments.

LITERATURE CITED

Buising, A. V. 1988. Deposition and tectonic evolution of the northern proto-Gulf of California and lower Colorado River, as documented in the Mio–Pliocene Bouse Formation and bracketing units, southeastern California and western Arizona. Ph.D. dissertation, University of California, Santa Barbara, California, U.S.A.

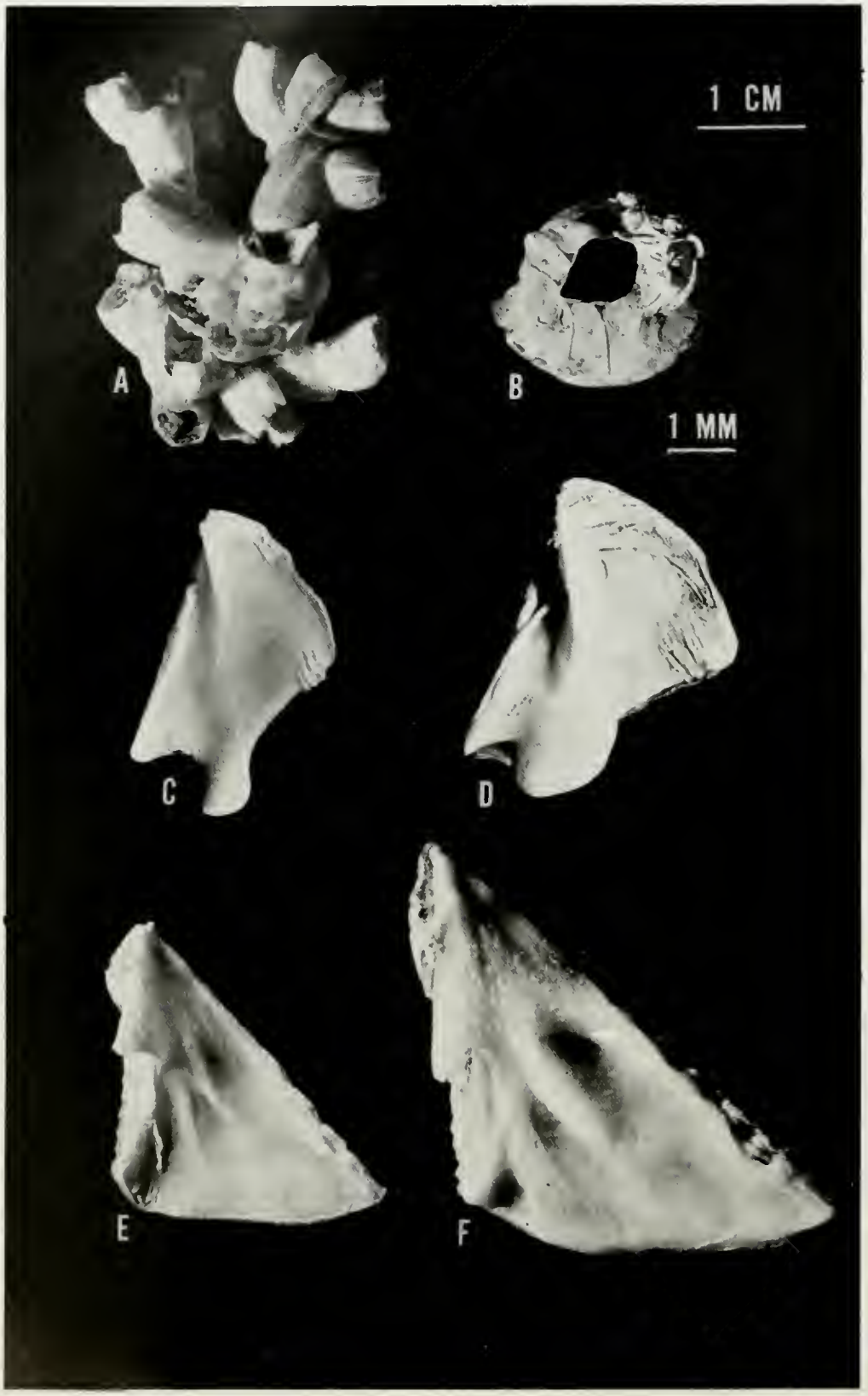


Figure 3. A, whole specimens; C, tergum; D, scutum of *B. amphitrite* from the Salton Sea. B, whole specimen; D, tergum; F, scutum of *B. amphitrite* from San Diego Bay. The 1-cm bar refers to A and B, the 1-mm bar to C–F.

Carlton, J. T., and V. A. Zullo. 1969. Early records of the barnacle *Balanus improvisus* Darwin from the Pacific coast of North America. Occasional Papers of the California Academy of Sciences 75:1–6.

Dana, T. F. 1975. Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. Marine Biology 33:355–374.

Darwin, C. 1859 (1872). The Origin of Species by Means of Natural Selection. (Reprint of 6th edition) Modern Library, New York, U.S.A.

Emerson, W. K. 1989. On the occurrence of *Charonia tritonis* (Linnaeus) in the Eastern Pacific (Ranellidae: Cymatiinae). Festivus 21(2): 13–15.

Frost, S. H. 1977. Miocene to Holocene evolution of Caribbean province reef-building corals. Proceedings of the Third International Coral Reef Symposium 2:353–359.

Gorman, G. C., and Y. J. Kim. 1977. Genotypic evolution in the face of phenotypic conservativeness: *Abudefduf* (Pomacentridae) from the Atlantic and Pacific sides of Panama. Copeia (4):694–697.

Heck, K. L. Jr., and McCoy, E. D. 1978. Long-distance dispersal and the reef-building corals of the Eastern Pacific. Marine Biology 48:349–356.

Henry, D. P. 1974. Descriptions of four new species of the *Balanus amphitrite* complex (Cirripedia, Thoracica). Bulletin of Marine Science 23(4):964–1001.

Henry, D P., and P. McLaughlin. 1975. The barnacles of the *Balanus amphitrite* complex (Cirripedia, Thoracica). Zoologische Verhandelingen 141:1–254.

Laguna, J. E. 1987. *Euraphia eastropacensis* (Cirripedia, Chthamaloidea), a new species of barnacle from the tropical eastern Pacific: Morphological and electrophoretic comparisons with *Euraphia rhizophorae* (de Oliveira) from the tropical western Atlantic and molecular evolutionary implications. Pacific Science 41:132–140.

Matsui, T., G. Shane, and W. A. Newman 1964. On *Balanus eburneus* Gould (Cirripedia, Thoracica) in Hawaii. Crustaceana 7(2): 141–145.

Nei, M. 1972. Genetic distance between populations. American Naturalist 106:283–292.

Newman, W. A. 1967. On physiology and behaviour of estuarine barnacles. Proceedings of Symposium on Crustacea, Marine Biological Association of India, Part 3:1038–1066.

Newman, W. A., and A. Ross. 1976. Revision of the balanomorph barnacles; including a catalog of the species. San Diego Society of Natural History, Memoir 9.

Petuch, E. J. 1982. Geographical heterochrony: contemporaneous coexistence of Neogene and Recent molluscan faunas in the Americas. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 37:277–312.

Porter, J. W. 1972. Ecology and species diversity of coral reefs on opposite sides of the isthmus of Panama. Bulletin of the Biological Society of Washington 2:89–116.

Richmond, R. H. 1987. Energetics, competency and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. Marine Biology 93:527–533.

Ríos, R., and A. Carvacho. 1982. Caridean shrimps of the Gulf of California. 1. New records, with some remarks on amphiamerican distribution. Pacific Science 36(4):459–465.

Rogers, F. L. 1949. Three new subspecies of *Balanus amphitrite* from California. Journal of Entomology and Zoology 41(2):3–12.

Rosenblatt, R. H., and R. S. Waples. 1986. A genetic comparison of allopatric populations of shore fish species from the eastern and central Pacific Ocean: dispersal or vicariance. Copeia (2):275–284.

Southward, A. J., and W. A. Newman. 1977. Aspects of the ecology and biogeography of the intertidal and shallow-water balanomorph Cirripedia of the Caribbean and adjacent seaareas. FAO Fisheries Report 200:407–426.

Spivey, H. R. 1981. Origins, distribution, and zoogeographic affinities of the Cirripedia (Crustacea) of the Gulf of Mexico. Journal of Biogeography 8:153–176.

Vawter, A. T., R. Rosenblatt, and G. C. Gorman. 1980. Genetic divergence among fishes of the eastern Pacific and the Caribbean: Support for the molecular clock. Evolution 34(4):705–711.

Vermeij, G. J. 1978. Biogeography and adaptation: patterns of marine life. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, U.S.A.

Vermeij, G., and E. J. Petuch. 1986. Differential extinction in tropical American molluscs: Endemism, architecture, and the Panama land bridge. Malacologia 27(1):29–41.

Walker, B. W., ed. 1961. The ecology of the Salton Sea, California, in relation to the sportfishery. California Department of Fish and Game, Fish Bulletin 113.

Wicksten, M. K. 1983. A monograph on the shallow water caridean shrimps of the Gulf of California, Mexico. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 13.

Woodring, W. P. 1966. The Panama land bridge as a sea barrier. Proceedings of the American Philosophical Society 110(6):425–433.

Zullo, V. A. 1966. Zoogeographic affinities of the Balanomorpha (Cirripedia: Thoracica) of the eastern Pacific. pp. 139–144 *in* R. I. Bowman (ed.). The Galapagos. University of California Press, Berkeley, California, U.S.A.

Zullo, V. A., and A. V. Buising. 1989. An unusual species of the *Balanus amphitrite* Darwin complex (Cirripedia, Balanidae) from the ancestral Colorado River delta in western Arizona and southeastern California. Proceedings of the Biological Society of Washington 102(4):924–932.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 13 1 November 1992

Dimorfismo Sexual en la Langostilla, *Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860 (Crustacea: Decapoda: Galatheidae)

A. Verónica Serrano Padilla* y David Aurioles Gamboa

Centro de Investigaciones Biológicas, Departamento de Recursos Marinos, Apdo. Postal 128, La Paz, Baja California Sur, México

RESUMEN.—Se estudió el dimorfismo sexual de la langostilla en la costa oeste de Baja California Sur, durante la época reproductiva de esta especie en febrero de 1989. Se analizaron algunas características morfológicas en 881 individuos (493 machos y 388 hembras) que pudieran indicar dimorfismo sexual. Las características analizadas fueron las siguientes: longitud del caparazón, anchura del caparazón, longitud de la quela, anchura de la quela y peso. El análisis utilizó índices, los cuales se calcularon dividiendo el valor medio de cada característica medida entre la longitud del caparazón (como indicador de talla), para cada clase de longitud.

Las diferencias en los ajustes se establecieron mediante regresiones. Las características que mostraron dimorfismo sexual fueron: anchura del caparazón, en la cual los coeficientes de correlación fueron de 0.79 ($y = 0.64 + 0.0043x$; significancia 99%) en los machos y 0 en las hembras ($y = 0.74 + 0.000027x$); longitud de la quela, con coeficientes de correlación de 0.69 ($y = 0.94 + 0.0062x$) y – 0.93 ($y = 1.26 - 0.012x$) en machos y hembras respectivamente (significancia 99%); anchura de la quela, con coeficientes de 0.88 ($y = 0.18 + 0.003x$) en machos y –0.44 ($y = 0.27 - 0.0013x$) en hembras (significancias 99% y 97.5%). En el caso del peso, los machos y hembras mostraron una tendencia similar, aunque la pendiente de la curva se incrementa más rápido en los machos.

Esta información sugiere la existencia de agentes selectivos favoreciendo el desarrollo de la quela, el peso y el ancho del caparazón en los machos, lo que podría relacionarse con su conducta reproductiva. Se ha reportado que la cópula se realiza cuando el macho sujeta con la quela a la hembra, lo cual confirma la importancia de estas características en la reproducción y su valor selectivo.

ABSTRACT.—During the 1989 breeding season of the pelagic red crab or langostilla (*Pleuroncodes planipes*), several samples were taken to quantify the degree of sexual dimorphism of this species off the Pacific coast of Baja California. A total of 881 individuals (493 males and 388 females) were measured for characteristics that could suggest sexual differences. Standard carapace length (cephalotorax length, LEC) was used to standardize the allometric differences in the following characters: maximum carapace width (AC), cheliped length (LQ), maximum cheliped width (AQ), and fresh weight (P) (after freezing). Data were ordered for each millimeter class from 17 to 32 mm LEC (which included last-instar juveniles and adults). Differences in allometric growth were analyzed by regressions with three models: linear, exponential, and multiplicative.

The characteristics that showed sexual dimorphism were as follows: carapace width indicated for males a positive allometric growth ($r = 0.79$; 99% significance) and for females a lack of growth ($r = 0$); cheliped growth was positive in males ($r = 0.69$) and negative in females ($r = -0.93$); cheliped width in males increased with size ($r = 0.88$), while in females it decreased ($r = -0.44$). All these regressions fit well in the linear model. For fresh weight, the multiplicative model was slightly better; males increased in weight more rapidly than did females. However, as expected, both sexes increased in weight ($r = 0.98$ and 0.97, respectively).

In males, positive allometric growth was observed for length and width of chelipeds, carapace width, and weight; except for weight, this contrasts with females, and suggests that selective agents favor differential growth in males. Breeding behavior (male–male competition) could be selecting slightly stronger males (i.e., those having larger and wider chelipeds) better able to hold and fertilize a larger number of females.

INTRODUCCION

Por dimorfismo sexual se entiende la presencia de características distintivas entre machos y hembras aparte de las sexuales primarias. El dimorfismo sexual, como es sabido, es causado por selección natural. Dado que los machos pueden potencialmente fertilizar un número de huevos mucho mayor del que son producidos, éstos incrementarán su éxito reproductivo entre más hembras encuentren y fertilicen. Esto significa que su esfuerzo reproductivo estará encaminado a lograr cópulas. La competencia entre los machos genera la selección sexual (Krebs y Davis 1984).

Los crustáceos típicamente exhiben dimorfismo sexual, pero este varía desde pequeñas diferencias en ciertas especies a diferencias muy pronunciadas en otras (Sastry 1983).

El objetivo de este trabajo es el de analizar algunas características morfológicas que pudieran indicar dimorfismo sexual y medir el grado del mismo en la langostilla (*Pleuroncodes planipes*).

*Becaria PIFI, CICIMAR-IPN.

MATERIALES Y METODOS

Las muestras que se analizaron fueron tomadas del crucero EP8902 a bordo del B/O *El Puma* en febrero de 1989, mes en el cual la langostilla se encuentra a la mitad del período reproductivo, que va de noviembre a abril (Kato 1974). Se recolectaron muestras en 24 estaciones en la costa oeste de Baja California Sur, de los 24° a 26° de latitud N y 111° longitud W, a una profundidad de 50 a 250 metros. La temperatura del fondo registrada osciló entre 13° y 15°C.

En cada estación se efectuaron arrastres del fondo con una red camaronera de 20 m de boca y 3 cm de luz de malla. Una muestra de 100 langostillas fue congelada a –20°C. Para este estudio se reunieron todas las muestras, formándose una base de datos con un total de 493 machos y 388 hembras.

Para analizar el dimorfismo sexual, se estudiaron las siguientes características por separado en hembras y machos de diferentes tamaños: (1) longitud estandar del caparazón (distancia en mm desde la punta de las espinas subrostrales y la base del rostrum hasta el margen medio posterior del caparazón); (2) anchura del caparazón; (3) longitud de la quela; (4) anchura de la quela; (5) peso (g) (Fig. 1).

Las longitudes fueron tomadas con un vernier de reloj y el peso con una balanza digital. De todas las medidas observadas, solo el ancho del caparazón pudo estar sujeto a un error metodológico significativo, ya que los organismos pudieron haberse comprimido por el peso de otros y por el congelamiento.

Se calcularon las medias de cada medida en un intervalo de tallas desde 15 a 33 mm. El análisis de estas medidas se hizo utilizando índices, resultado de la división del valor de cada característica medida, entre la longitud estandar del caparazón de cada organismo. Estos índices fueron: (1) anchura del caparazón/longitud estandar del caparazón (AC/LEC); (2) longitud de la quela/longitud estandar del caparazón (LQ/LEC); (3) anchura de la quela/longitud estandar del caparazón (AQ/LEC); (4) peso/longitud estandar del caparazón (P/LEC).

Después que se obtuvieron los índices, se hicieron regresiones de la longitud estandar del caparazón (utilizada como talla y/o parámetro de edad) contra cada índice.

RESULTADOS

Ancho del Caparazón

El aumento en la anchura del caparazón en los machos se ajustó a una linea recta ($r = 0.79$) (Fig. 2a), mientras que en las hembras no existió correlación ($r = 0$) (Fig. 2b). Esta diferencia indica que su valor no se asocia al aumento de la longitud estandar del caparazón (LEC). Los machos mostraron una clara tendencia a aumentar la anchura del caparazón, particularmente a partir de una talla de 26 mm LEC. Entre los 17 mm (talla mínima muestreada, LEC) y los 26 mm, el ancho del caparazón no parece aumentar considerablemente (Fig. 2a).

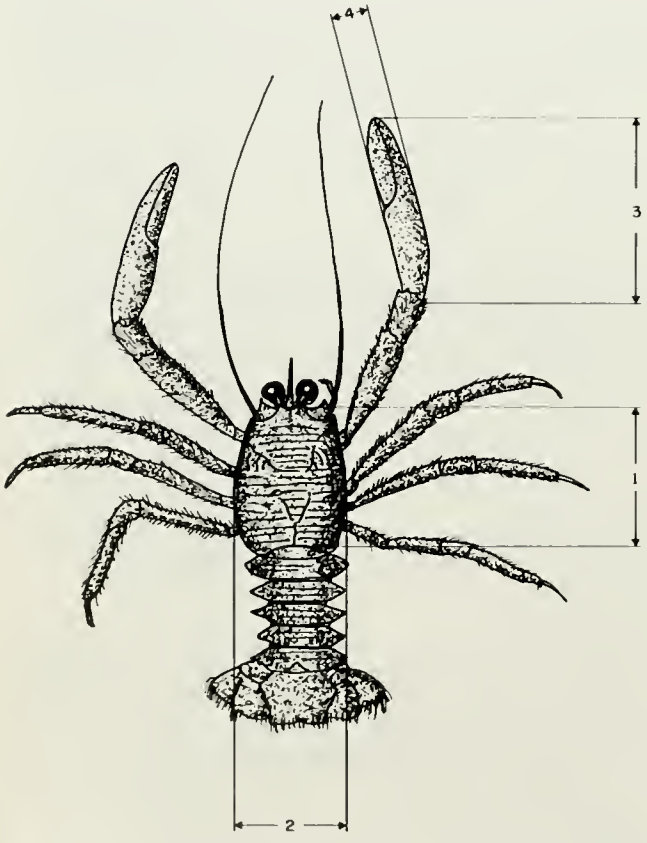


Figura 1. Diagrama de una langostilla de 36 mm de longitud estandar del caparazón. 1, longitud estandar del caparazón; 2, anchura del caparazón; 3, longitud de la quela; 4, anchura de la queta.

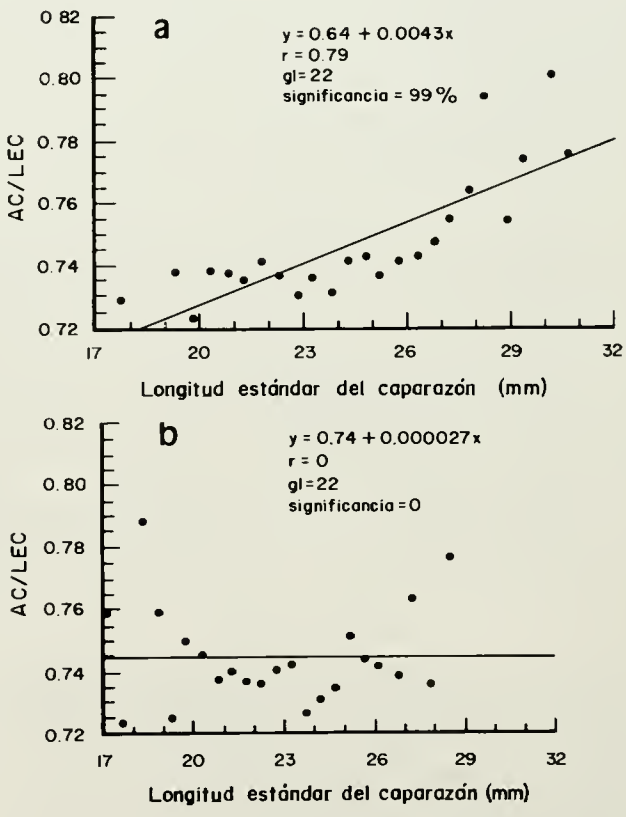


Figura 2. Comparación de la regresión del índice anchura del caparazón/longitud estandar del caparazón sobre longitud estandar del caparazón, en machos (a) y hembras (b).

Longitud de la Quela

La longitud de la quela en los machos se incrementa ligeramente conforme los individuos aumentan la LEC. El coeficiente de correlación entre la longitud de la quela y la LEC tuvo un valor de r = 0.69 (Fig. 3a), sugiriendo un claro aunque no considerable incremento.

Por su parte las hembras no mostraron un incremento de la longitud de la quela en relación al incremento en la LEC (Fig. 3b). La quela en las hembras crece a una velocidad menor que el crecimiento en la LEC, lo cuál produce una regresión líneal negativa con un valor del coeficiente de correlación r = –0.93. En esta variable, la diferencia entre hembras y machos fue notable.

Ancho de la Quela

La anchura de la quela en los machos presentó una tendencia similar a la longitud de la quela (Fig. 4a). El ancho incrementó en función de la LEC, a una velocidad ligeramente mayor que el incremento en la longitud de la quela, con un coeficiente de correlación mayor (r = 0.88).

En las hembras se repite la misma tendencia en cuanto al crecimiento de la quela, donde el coeficiente de correlación fue negativo (r = –0.44) y con una mayor dispersión de puntos (Fig. 4b). Las hembras en terminos generales, no incrementan en forma positiva la longitud ni la anchura de la quela conforme crecen en tamaño corporal, siendo esta una diferencia clara en relación a los machos.

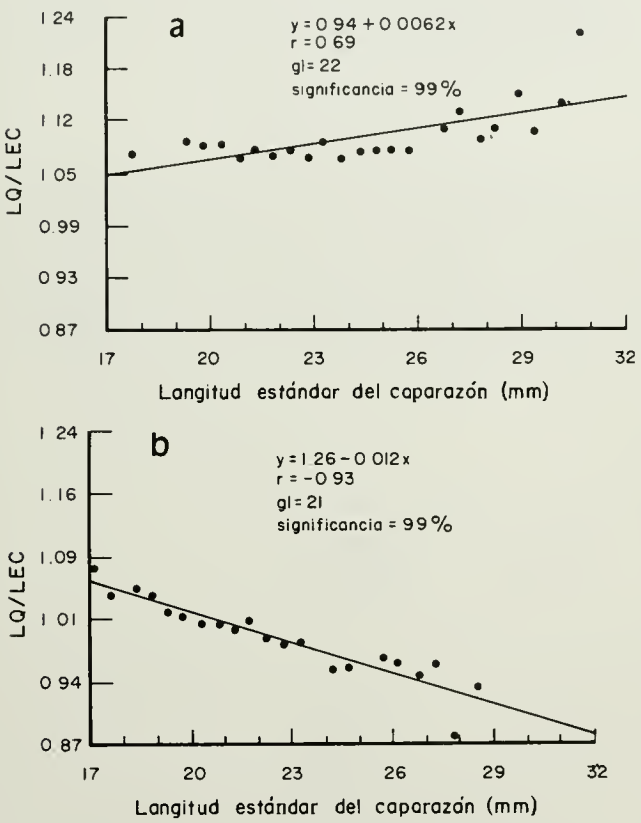


Figura 3. Comparación de la regresión del índice longitud de la quela/ longitud estandar del caparazón sobre longitud estandar del caparazón, en machos (a) y hembras (b).

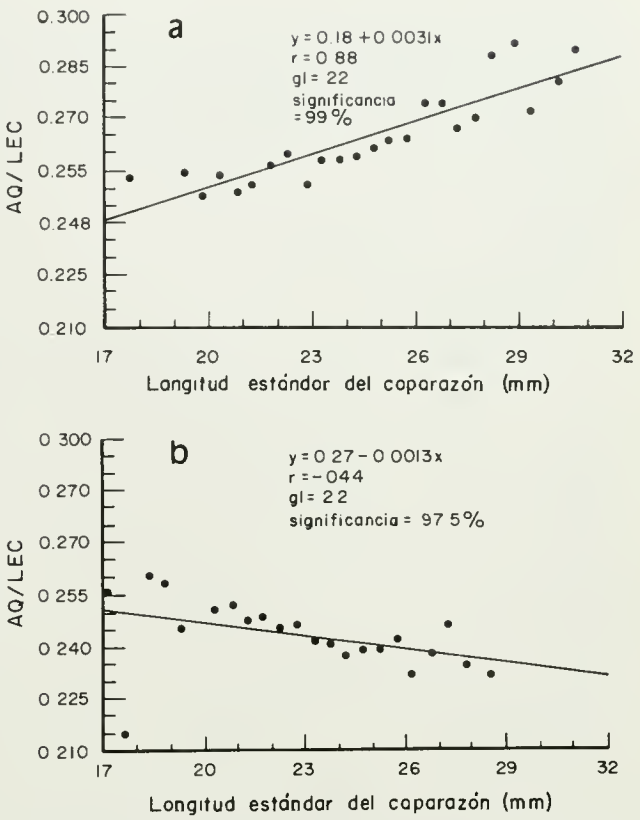


Figura 4. Comparación de la regresión del índice anchura de la quela/ longitud estandar del caparazón sobre longitud estandar del caparazón, en machos (a) y hembras (b).

Peso

El incremento en peso en los machos y las hembras de langostilla tuvo una tendencia similar, aunque la pendiente en la curva de incremento en peso en función de la talla fue ligeramente mayor en los machos (Figs. 5a y 5b).

Por otra parte el índice entre el peso y la LEC, es ligeramente mayor en los machos que en las hembras, sobre todo en las tallas más grandes. Por ejemplo, a una talla de 29 mm (LEC), un macho presenta una relación peso/LEC de casi 0.326 g/mm, mientras que en las hembras es un poco más de 0.275 g/mm. Esto significa que a la misma talla los machos son ligeramente más pesados que las hembras.

DISCUSION

De los cuatro parámetros analizados (ancho del caparazón, longitud de la quela, ancho de la quela y peso), los relacionados con el desarrollo de la quela (longitud y ancho) mostraron una clara diferencia entre sexos. Los resultados de los coeficientes de correlación (r) y el valor de R^2 de las regresiones de cada variable en los 3 tipos de modelos ensayados (Tabla 1) permiten apreciar lo siguiente. Las diferencias en el coeficiente de correlación entre modelos para cada variable son mínimas, por lo que se adoptaron todas aquellas producidas por el modelo líneal (en recuadro, Tabla 1), excepto para la variable peso, que aunque también tuvo una mínima diferencia en los 3 modelos, se asume que la relación más adecuada en términos biológicos será la del modelo multiplicativo. En los machos la quela crece en longitud y anchura conforme el

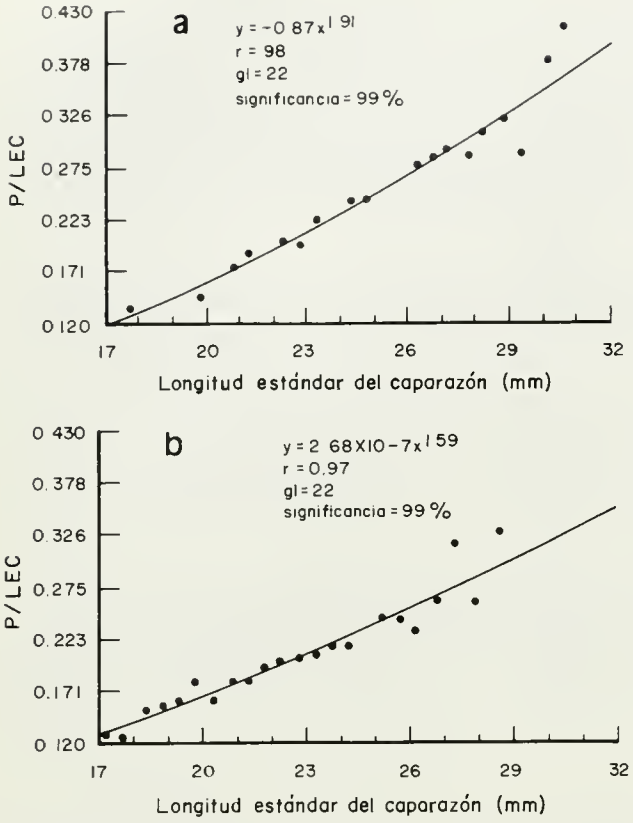


Figura 5. Comparación de la regresión del índice peso/longitud estandar del caparazón sobre longitud estandar del caparazón, en machos (a) y hembras (b).

organismo aumenta de talla. Su crecimiento alométrico es significativo estadísticamente y contrasta con el de las hembras, cuyo crecimiento es negativo o nulo (Figs. 3a y 3b). Esto sugiere que, en el caso de los machos, hay un valor selectivo en el tamaño de la quela, el cual no existe en las hembras.

Por otra parte, el ancho de la quela mostró una relación aún más notoria para los machos (Fig. 4a), donde este apéndice tiende a hacerse más grueso y por consecuencia más fuerte. Las hembras mostraron un crecimiento negativo (Fig. 4b), por lo que se pueden observar tendencias opuestas en el engrosamiento de la quela entre ambos sexos.

La quela en esta especie muestra una tendencia a desarrollarse en los machos y carece de selectividad en las hembras. Esto implica que solo tiene utilidad en el macho. Su importancia puede estar asociada a la reproducción durante la cual los machos la usan para rechazar a otros machos o atrapar y copular con las hembras. No ha sido registrado comportamiento territorial en esta especie como en el caso de *Munida valida* (Menzies et al. 1973), que defiende territorios circulares sobre el fondo marino.

Pleuroncodes planipes, junto con otras tres especies, son las únicas de las 230 especies conocidas de galateidos que llevan una vida alternada pelágica–bentónica en períodos circadianos (Boyd 1967, Longhurst 1967). Esta constante movilidad continúa hasta que alcanzan una longitud de caparazón mayor a 36 mm o un equivalente, segun Boyd (1967), de 3 años. Sin embargo, la reproducción y la aparición de nuevas cohortes parece depender de langostillas cuyas tallas fluctuan entre 18 y 28 mm, con una media en la LEC de 24.5 mm (de acuerdo a la presencia de hembras ovígeras). Esto es, de organismos que llevan una vida pelágica–bentónica, por lo que la probabilidad en la aparición de territorios bentónicos en esta especie se considera baja en esta etapa de su vida. Por esta causa, el desarrollo de la quela en el macho quizás esté más asociado con la captura y control de las hembras para copular que para defender territorios o luchar con otros machos. Esto se deduce del hecho que la langostilla se moviliza constantemente en enjambres muy numerosos donde los organismos están en todas direcciones y hace que la energía en luchar con otros machos sea practicamente inútil en un ambiente tridimensional.

El ancho del caparazón y el peso de los machos fueron ligeramente mayores que en hembras de tallas similares. El incremento en peso y anchura del cuerpo en los machos puede también estar asociado a la ventaja que ofrecen las tallas mayores para controlar e inseminar un numero mayor de hembras.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece el apoyo otorgado por la Coordinación de Operaciones de Buques Oceanograficos de la Dirección Adjunta de Desarrollo Científico del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología. Se agradece la inestimable colaboración de los capitanes y tripulación del B/O "El Puma" para la realización de éste y otros estudios en curso sobre recursos marinos. Agradecemos también la colaboración de nuestros colegas en las campañas de exploración pesquera y la crítica de dos revisores anónimos.

TABLA 1. Análisis de regresión lineal, exponencial y multiplicativa de datos morfométricos en la langostilla.

	Lineal $y = a + bx$		Exponencial $y = e^{(a+bx)}$		Multiplicativo $y = ax^b$	
Modelo	r	R^2	r	R^2	r	R^2
Machos						
AC/LEC vs. LEC	0.795	63.26%	0.800	63.97%	0.772	59.58%
LQ/LEC vs. LEC	0.688	47.32%	0.694	48.23%	0.658	43.26%
AQ/LEC vs. LEC	0.886	78.53%	0.891	79.41%	0.872	75.99%
P/LEC vs. LEC	0.954	90.98%	0.984	96.76%	0.984	96.81%
Hembras						
C/LEC vs. LEC	0.006	00.00%	0.009	00.01%	–0.023	00.05%
LQ/LEC vs. LEC	–0.933	87.10%	–0.927	85.99%	–0.927	85.86%
AQ/LEC vs. LEC	–0.444	19.74%	–0.421	17.76%	–0.405	16.50%
P/LEC vs. LEC	0.968	93.75%	0.970	94.02%	0.970	94.10%

LITERATURA CITADA

Boyd, C. M. 1967. The benthic and pelagic habitats of the red crab *Pleuroncodes planipes*. Pacific Science 21:394–403.

Kato, S. 1974. Development of the pelagic red crab (Galatheidae, *Pleuroncodes planipes*) fishery in the eastern Pacific ocean. Marine Fisheries Reviews, NOAA 36 (10):1–9.

Krebs, J. R., y N. Davies. 1982. Behavioral Ecology. 2da. edición. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, U.S.A.

Longhurst, A. R. 1967. The biology of mass ocurrences of galatheid crustaceans and their utilization as a fisheries resources. Proceedings of the World Scientific Conference on the Biology and Culture of Shrimps and Prawns, FAO, Fishery Report 57:95–110.

Menzies, R. J., R. Y. George, y G. T. Rowe. 1973. Abyssal Environment and Ecology of the World Oceans. Wiley, New York, U.S.A.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 14 1 November 1992

Camarones Carideos del Golfo de California VI. Alpheidae del Estuario de Mulegé y de Bahía Concepción, Baja California Sur, México (Crustacea: Caridea)

Rubén Ríos

Laboratorio de Ecología del Bentos, Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Apdo. Postal 453, Ensenada, Baja California 22830, México

RESUMEN.—Se identificaron 16 especies de camarones alfeidos provenientes del estuario de Mulegé y de Bahía Concepción (26°54' N, 112° W, aproximadamente), Baja California Sur, en el Golfo de California: *Alpheus canalis, A. estuariensis, A. hebes, A. hyeyoungae, A. normanni, A. rostratus, A. tenuis, A. umbo, Alpheopsis* sp., *Automate dolichognatha, Leptalpheus mexicanus, Synalpheus mulegensis* n. sp., *S. apioceros sanjosei, S. biunguiculatus, S. digueti* y *Salmoneus ortmanni*. Otros autores han citado para la zona de estudio tres especies más: *Pomagnathus corallinus, Synalpheus lockingtoni* y *Synalpheus townsendi mexicanus*. El registro de *Neoalpheopsis euryone* del área de estudio se hizo erróneamente en base a un espécimen incompleto del género *Alpheopsis*. El estudio del material examinado recomienda una revisión urgente del género *Alpheus*. Se registra un importante incremento en los límites de distribución conocida de *Alpheus estuariensis* y se le asignan como sinónimos *A. colombiensis*, *A. hamus* y provisionalmente *A. latus*.

Synalpheus mulegensis n. sp. carece de las típicas espinas en el segmento distal del tercer maxilípodo.

ABSTRACT.—Sixteen species of alpheid shrimps were recorded from the estuary of Mulegé and Bahía Concepción, Baja California Sur, México, in the Gulf of California: *Alpheus canalis, A. estuariensis, A. hebes, A. hyeyoungae, A. normanni, A. rostratus, A. tenuis, A. umbo, Alpheopsis* sp., *Automate dolichognatha, Leptalpheus mexicanus, Synalpheus mulegensis* n. sp., *S. apioceros sanjosei, S. biunguiculatus, S. digueti* and *Salmoneus ortmanni*. Three other species, *Pomagnathus corallinus, Synalpheus lockingtoni*, and *Synalpheus townsendi mexicanus*, also have been recorded from that area by previous authors. *Neoalpheopsis euryone* has been recorded erroneously from the study area on the basis of a single damaged specimen of the genus *Alpheopsis*. Examination of specimens of species of *Alpheus* suggests that a revision of this genus is needed. *Alpheus canalis* seems to be more closely related to *Alpheus nuttingi* than previously thought. *Alpheus estuariensis* is a senior synonym of *Alpheus colombiensis* and *Alpheus hamus* and probably also of *Alpheus latus*. *Alpheus tenuis, A. canalis, A. martini*, and perhaps also *A. wickstenae* are either closely related members of a species complex or constitute variants of a single species. The validity of *Alpheus normanni* as an amphiamerican species is restated after examination of specimens from both sides of the continent. A short diagnosis of *Salmoneus ortmanni* and figures of *Synalpheus apioceros sanjosei, S. biunguiculatus*, and *S. digueti* are presented.

Synalpheus mulegensis n. sp. lacks the spines on the distal segment of the third maxilliped that are typically present in most species of *Synalpheus*.

INTRODUCCION

Bahía Concepción se localiza en la costa occidental del Golfo de California entre 26°32' N y 26°53' N y entre 111°40' W y 111°56' W. El estuario del Río Mulegé se encuentra inmediatamente al Norte de Bahía Concepción (Fig. 1).

Una característica muy interesante de esta porción del Golfo de California es la gran diversidad de ambientes: playas arenosas, costas rocosas, manglares y marismas, además de la presencia del río Mulegé, el cual podría considerarse como el único río verdadero de la península de Baja California.

El material fue recolectado por el autor y demás personal del Laboratorio de Carcinología del Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada (CICESE) bajo la dirección del Profesor Alberto Carvacho, desde 1978 hasta 1983. Se examinaron también algunos especímenes de la Allan Hancock Foundation (AHF, University of Southern California), del United States National Museum (USNM, Washington), del Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN, Paris), y del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (EM).

Los especímenes se recolectaron a mano, con redecillas, mediante inmersiones de buceo libre y autónomo y con una red de arrastre. Las dimensiones se refieren a la longitud del caparazón (LC) medido desde el margen posterior por la línea media dorsal hasta la punta del rostro. Las tres especies marcadas con un asterisco no fueron encontradas durante el presente estudio, pero han sido registradas de la zona por otros autores.

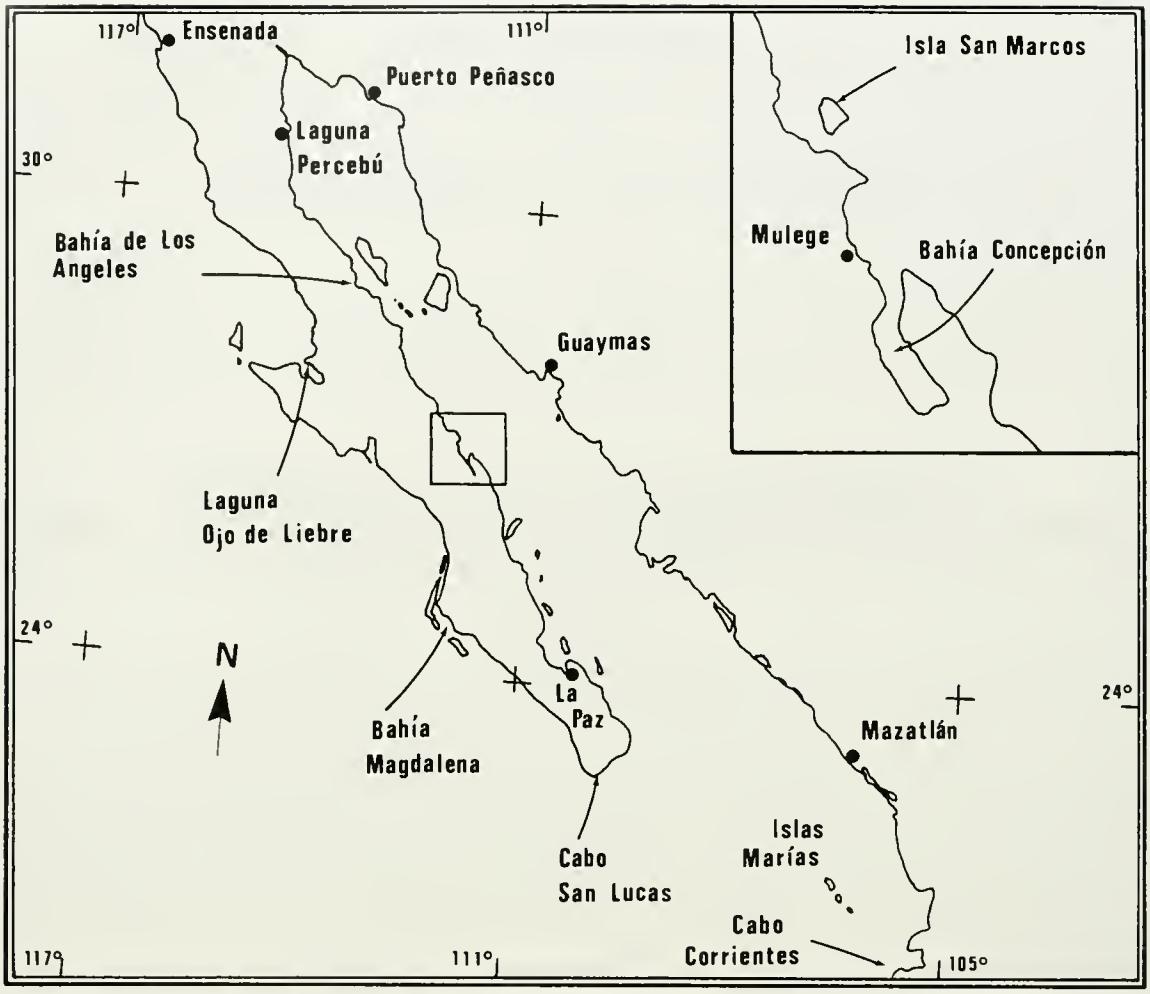


Figura 1. Mapa del Golfo de California con algunas localidades señaladas. En el recuadro se ubica la zona de estudio.

RELACION SISTEMATICA

Familia Alpheidae Rafinesque, 1815

1. *Alpheopsis* sp.
(Fig. 2)

Alpheopsis sp. Ríos 1989:101, lám. 19.

Neoalpheopsis euryone: Wicksten 1983:40 (al menos AHF 2290-02) [no *Neoalpheopsis euryone* (De Man, 1910)].

Material examinado.—Bahía Concepción, AHF 2290-02, una hembra ovígera (LC, 8.4 mm).

Diagnosis.—El caparazón es liso, desprovisto de espinas y con escotadura cardiaca; en la porción anterior presenta una proyección triangular descendente que sobrepasa apenas al margen distal del primer segmento del pedúnculo antenular; hay una sutil escotadura flanqueando lateralmente a cada ojo. El pendúnculo antenular es robusto; el estilocerito es puntiagudo y alcanza a las inmediaciones del margen distal del segundo artejo; este último es casi tan largo como ancho; en el tercer artejo, el flagelo externo tiene cinco segmentos antes de bifurcarse. El escafocerito es 1.6 veces más largo que ancho, su margen lateral es ligeramente convexo y rematado en una espina que alcanza a las inmediaciones del margen mesial redondeado de la lámina. El pedúnculo antenal tiene una proyección triangular puntiaguda en la porción inferior lateral. El segundo pereiópodo es raquítico; la quela tiene los dedos ligeramente más largos que la palma; el carpo tiene cinco subdivisiones, de las cuales la proximal es la mayor. En los pereiópodos terceros y cuartos, el isquión tiene dos espinas móviles. No hay espinas en el mero de ninguno de los pereiópodos posteriores. En el carpo del pereiópodo cuarto izquierdo, y en el de ambos pereiópodos terceros, hay ventralmente una diminuta espina móvil distal. En el cuarto y quinto, el própodo tiene una hilera de espinas móviles en el borde ventral, y el dáctilo es simple. El telson tiene dos pares de espinas dorsales y dos terminales. El margen posterior es ligeramente arqueado.

Distribución geográfica.—Bahía Concepción, en el Golfo de California.

Comentarios.—A pesar de que no se puede asignar a ninguna especie, se incluyen diagnosis y figuras de este espécimen, dado que en base a él se ha registrado, erróneamente, del Golfo de California a *Neoalpheopsis euryone* (De Man), conocida del otro extremo del océano Pacífico. *Neoalpheopsis euryone* fue incluído en ese género, diferente a *Alpheopsis* Coutière, atendiendo a un rasgo notable: la presencia de una proyección triangular en el margen distal del telson; otro carácter importante es la forma de los primeros pereiópodos (Banner 1953). El ejemplar examinado carece de primeros pereiópodos, pero el telson está completo y en vez de la proyección triangular mencionada, se puede observar un margen francamente curveado. Del Golfo de Calfornia, también se conoce *A. cortesiana* que posee espinas orbitales en el borde

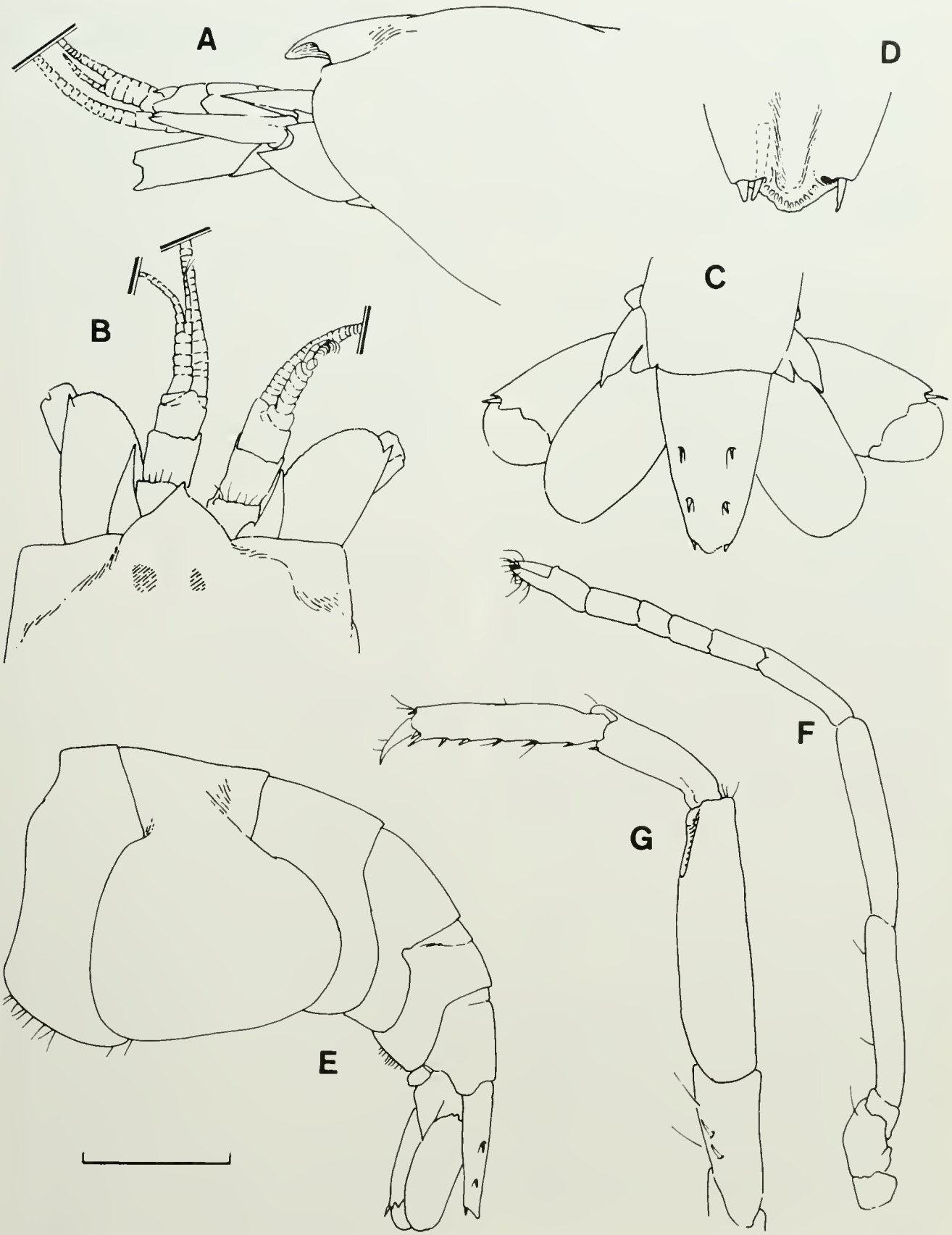


Figura 2. *Alpheopsis* sp. A, vista lateral de la porción anterior del caparazón. B, vista dorsal de A. C, vista dorsal del abanico caudal. D, vista ventral del ápice del telson. E, vista lateral del abdomen. F, segundo pereiópodo. G, cuarto pereiópodo. Escala: A–C, 2 mm; D, 3 mm; F y G, 1.5 mm.

anterior del caparazón; al describir esta especie recién mencionada, Wicksten y Hendrickx (1986) informan del hallazgo de una hembra ovígera (Isla Candelero, Golfo de California) a la que encuentran parecida con *Alpheopsis aequalis* Coutière, 1896, pero se reservan el asignarla a tal especie debido a la presencia de un rasgo curioso no documentado previamente (Armstrong 1941, Banner 1953, Banner y Banner 1973): el escafocerito se angosta distalmente en lugar de ser curveado. La Dra. Dora Banner (Bernice P. Bishop Museum, Hawaii) identificó el presente espécimen como *Alpheopsis aequalis*, pero dada la carencia de los primeros pereiópodos, tal registro resultaría cuestionable, ya que esos pereiópodos son el rasgo más importante para distinguir a *A. aequalis* de *A. labis* Chace, 1972, del Mar Caribe.

2. *Alpheus canalis* Kim y Abele, 1988

Alpheus canalis Kim y Abele, 1988:72, fig. 30; Villalobos et al. 1989:20; Ríos 1989:105, lám. 20.

Alpheus armillatus: Wicksten 1983:50 (al menos AHF 1769-49) [no *Alpheus armillatus* H. Milne Edwards, 1837].

Material examinado.—Bahía Concepción, AHF 1769-49, 26 marzo 1949, un macho (LC, 13.6 mm), una hembra ovígera (LC, 13.3 mm) y una no ovígera (LC, 7.1 mm).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: desde el Golfo de California hasta Colombia. Islas Galápagos.

Comentarios.—Según los autores de la especie, ésta es muy similar a otra del Océano Atlántico, *A. nuttingi* Schmitt, 1924. La diferencia más notable entre ellas es la presencia, en *Alpheus canalis*, de una espina móvil en el isquión de los pereiópodos terceros y cuartos. En los especímenes examinados de Bahía Concepción, se observó que este carácter puede variar: incluso en un mismo individuo si se comparan los pereiópodos de cada lado. Para *A. nuttingi*, Chace (1972) destacó la ausencia eventual de la espina distal meral en los primeros pereiópodos, y menciona que nunca es tan prominente o aguda como la de *A. armillatus* H. Milne Edwards o la de *A. viridari* (Armstrong). El macho examinado de Bahía Concepción tiene en el mero de los dos primeros pereiópodos, una protuberancia roma en lugar de la espina distal típica; además, la quilla ventral del primer segmento de su pedúnculo antenular derecho está provista de una espina muy pequeña cerca del vértice. Las variaciones observadas en el material examinado de *A. canalis*, y el hecho de que algunos especímenes de *A. tenuis* de Bahía Concepción presentan vestigios de una depresión longitudinal en el telson, indican una estrecha relación entre ambas especies.

3. *Alpheus estuariensis* Christoffersen, 1984

Alpheus estuariensis Christoffersen, 1984:191, fig. 1 y 2 (y sinonimia).

Alpheus colombiensis Wicksten, 1988:1, fig. 1; Abele y Kim 1989:15.

Alpheus hamus Kim y Abele, 1988:91, fig. 38.

?Alpheus latus Kim y Abele, 1988:88, fig. 37.

Material examinado.—Bahía Concepción, 16 junio 1980: un macho (LC, 17.3 mm), una hembra ovígera (LC, 17.9 mm) y una no ovígera (LC, 7.6 mm). 17 junio 1980, R. Ríos, cuatro machos (LC, 9.2–11.8 mm) y dos hembras ovígeras (LC 9.3 y 14.6 mm).

Distribución geográfica.—Atlántico Occidental: costa oriental de Florida; desde Mississippi a Texas; Cuba; República Dominicana; Trinidad; Curazao; Brasil, desde Ceará hasta Paraná. Pacífico Oriental: Bahía Concepción en el Golfo de California; Bahía Málaga, Colombia; Panamá y Costa Rica.

Comentarios.—En Bahía Concepción se recolectó esta especie en dos diferentes sistemas de manglares. El fondo era típicamente lodoso, y al menos en una de las localidades se constató la presencia de manantiales de agua dulce en la cabeza de los canales manglareños.

Los tubérculos o espinas en los protopoditos pleopodales parecen ser un rasgo alométrico, en el sentido de que son más notables en los ejemplares mayores y más sutiles en los más jóvenes. Las espinas terminales del telson, al contrario, son menos conspicuas en los especímenes más desarrollados.

Los procesos mesiales ventrales de los somitos abdominales son más complicados en las hembras. En todos los ejemplares pequeños son poco pronunciados; en los machos mayores llegan a ser puntiagudos; y en las hembras ovígeras más grandes hay en realidad dos proyecciones (al menos en el primero y segundo somitos) una es redondeada y bífida, y la otra es como en los machos, simple y puntiaguda.

Para verificar la identidad de esta especie se revisaron cinco ejemplares de la serie tipo de *Alpheus estuariensis* donados por el Dr. Martin Christoffersen (Universidad Federal de Paraiba, Brasil) y el holotipo (AHF 832) de *A. colombiensis*. Wicksten (1988) describió *A. colombiensis* en base a cuatro ejemplares recolectados en Colombia. Aunque reconoció la semejanza de *A. estuariensis* con su especie, ella la erigió en consideración a algunos caracteres notables: la presencia de dientes (*sic*) en los protopoditos pleopodales; la ausencia de espinas distales laterales en el telson y la ausencia de muesca cardiaca en el caparazón. Las espinas de los protopoditos pleopodales son un carácter que pasó desapercibido por Christoffersen pero que sí corresponde a *A. estuariensis*. Aunque dañadas en uno de los lados, las espinas distales del telson sí están presentes, tal como lo previeron Abele y Kim (1989); y sí existe muesca cardiaca en el caparazón del holotipo de *A. colombiensis*, también en ese ejemplar, el escafocerito izquierdo presenta la espina lateral rebasando distalmente a la lámina correspondiente, mientras que el derecho tiene rota esa espina. Se notaron también otras dos discrepancias con la descripción original: hay una espina móvil en el isquión de los cuartos pereiópodos y hay dos hileras de espinas en los protopoditos pleopodales. Otro posible sinónimo de *A. estuariensis* es *A. latus* Kim y Abele, 1988; aparentemente llamaron así a las menores tallas (LC, 6.5–7.4 mm) de otra especie (*A. hamus*) también descrita por ellos en base a especímenes más grandes (LC, 9.7–16.0 mm) en los que se hacen más conspicuos los rasgos característicos de *A. estuariensis*: las espinas de los protopoditos pleopodales y los procesos mesiales ventrales en los somitos abdominales. De los cuatro especímenes que usaron para describir *A. latus*, dos de ellos (una hembra ovígera, holotipo; un macho, paratipo) fueron recolectados junto con los dos ejemplares de mayor talla (un macho y una hembra ovígera) en la serie de cinco con que describieron *A. hamus*. Kim y Abele (1988) advirtieron el parecido de *A. latus* con *A. estuariensis* y señalaron que ésta difiere de la primera en dos aspectos: las proporciones más alargadas del segmento antepenúltimo del tercer maxilípodo, y la presencia de muesca en el margen oponible del dedo fijo de la quela mayor. En 15 especímenes examinados, la proporción largo/ancho del antepenúltimo segmento del tercer maxilípodo varía desde 3.2 hasta 3.9; según la clave de Christoffersen (1984), puede ser desde 3.75 hasta 4.5. Kim y Abele (1988) mencionan estas cifras al destacar las diferencias entre *A. estuariensis* y *A. latus*, y atribuyen a ésta una proporción de 3.3, pero en su figura 37d es de 3.6. Una probable fuente de error radica en la manera en que se mida el ancho del segmento, pues la cara mesial no se aprecia en una vista lateral.

Respecto al otro carácter que mencionan Kim y Abele (1988): en los ejemplares provenientes del Brasil examinados en el presente estudio, puede verse que la muesca en el borde del dedo fijo de la quela mayor, es un desnivel que baja desde el margen de la oquedad para el diente masivo del dáctilo, hasta por debajo del nivel donde empieza la zona apical del dedo fijo. Todos los demás ejemplares examinados, tanto los de Bahía Concepción como el holotipo de *A. colombiensis*, tienen ese desnivel bien marcado, y es más fácil

observarlo en un plano descendente con el dáctilo en posición abierta. Es *A. viridari* (Armstrong, 1949) del Atlántico Occidental, la especie en la cual esa muesca llega a ser más notable, pues, aunque pequeña, siempre tiene lados rectos que se encuentran en un vértice.

Al describir *A. hamus*, Kim y Abele (1988) hacen notar que las espinas de los protopoditos pleopodales son una característica muy conspicua y exclusiva de la especie. Como se señaló anteriormente, ése parece ser un carácter alométrico de *A. estuariensis*, de ahí que la única diferencia notable entre los animales del presente estudio y la descripción de *A. hamus* sea la presencia de una corona formada con cinco o siete de tales espinas, cerca de la base de los primeros a terceros pleópodos, en una hembra ovígera de *A. hamus*. Los mismos autores, en una publicación posterior (Abele y Kim 1989), han hecho tentativamente a *A. hamus* sinónima de *A. colombiensis* en base a la ley de prioridades en las fechas de publicación de cada especie. Es probable que algunos de los registros antiguos de *A. heterochaelis* Say, 1818, del Golfo de California (Lockington 1878), Nicaragua (Kingsley 1878a), Panamá (Boone 1931) y Ecuador (Nobili, *apud* Rathbun 1910), correspondan en realidad a *A. estuariensis*, la cual durante mucho tiempo fue confundida con aquella otra especie del Atlántico Occidental, exclusiva también de ambientes estuarinos. Incluso Brusca (1980) registra de Guaymas y Puerto Peñasco (Sonora) una especie de *Alpheus* cercana a *A. heterochaelis*.

4. *Alpheus hebes* Kim y Abele, 1988

Alpheus hebes Kim y Abele, 1988:62, fig. 26; Ríos 1989: 118, lám. 22.

Material examinado.—Bahía Concepción: 7 mayo 1981, H. Alvarez, una hembra ovígera (LC, 6.2 mm); 14 diciembre 1982, dos hembras no ovígeras (LC, 3.8 y 4.2 mm).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: desde el Golfo de California hasta Ecuador; Islas Galápagos.

Comentarios.—Además de los especímenes recolectados en Bahía Concepción, se examinaron cuatro ejemplares provenientes de Mazatlán, Sinaloa. La presencia de espinas pareadas en la cara posterior del própodo en los terceros y cuartos pereiópodos es un caracter muy fácil de observar y es probable que tenga valor diagnóstico en el género *Alpheus*.

5. *Alpheus hyeyoungae* Kim y Abele, 1988

Alpheus hyeyoungae Kim y Abele, 1988:75, fig. 31; Villalobos et al. 1989: 20; Ríos 1989:122, lám. 23

Material examinado.—Bahía Concepción, 10 diciembre 1982, un macho (LC, 14.6 mm).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: Golfo de California; Nayarit; Costa Rica; Panamá.

Comentarios.—Se examinaron algunos ejemplares provenientes de Bahía de los Angeles, de mayor talla (LC, hasta 18.1 mm) que los de la serie tipo. En tales casos se observó que hay setas cortas dispersas regularmente en gran parte de la superficie del caparazón. Otras variaciones observadas fueron la presencia de espina móvil isquial en al menos uno de los quintos pereiópodos en los ejemplares más grandes, y la longitud del apéndice masculino, que puede llegar a rebasar ligeramente al apéndice interno correspondiente.

Alpheus hyeyoungae es una especie fácilmente reconocible. La forma de la placa rostral es comparable (especímenes del Pacífico Oriental) sólo a la de *A. scopulus* Kim y Abele, 1988. Este escudo es muy semejante también al de *A. verrilli* Schmitt, 1924, que fuera hecho sinónimo de *A. armillatus* H. Milne Edwards por Armstrong (1949). Entre las especies mencionadas, *A. hyeyoungae* es la única que posee espinas mesiales más allá del segundo somito abdominal.

6. *Alpheus normanni* Kingsley, 1878

Alpheus normanni Kingsley, 1878b:93; Christoffersen 1979:322 (y sinonimia); Brusca 1980:252; Carvacho y Ríos 1983:283; Wicksten 1983:44; Williams 1984:97, fig. 66; Rodríguez de la Cruz 1987:43; (?) Kim y Abele 1988:35, Fig. 14; Villalobos et al. 1989:18; Ríos 1989:126, lám. 24.

Material examinado.—Bahía Concepción, 26 marzo 1981, una hembra ovígera (LC, 5.4 mm); 23 agosto 1982, un macho (LC, 5.8 mm).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: Golfo de California, isla Clarión, México; Panamá; Islas Galápagos. Atlántico Occidental: desde Virginia, E.U.A., hasta São Paulo, Brasil.

Comentarios.—Kingsley (1878a) describió *Alpheus affinis* en base a siete especímenes recolectados en la Bahía de Panamá. Habiendo asignado previamente Guise (1854) ese nombre a otra especie, el mismo Kingsley (1878b) llamó después a la suya *A. normanni*. Setenta años más tarde, se recolectó un macho de esta especie en la Bahía de Santa Inés en el Golfo de California, Chace (1937) comparó ese ejemplar con dos cotipos de *A. normanni* y con varios especímenes de *A. packardii* [descrita por Kingsley (1880) en base a tres machos recolectados en Key West, Florida] y propuso que la segunda fuera sinónima de la primera.

Brooks refiere que su discípulo Herrick siguió la metamorfosis de *A. normani* (*sic*) en New Providence, islas Bahamas; Brooks y Herrick (1891) observaron en tal especie y en "*A. minor*" una misma metamorfosis. Probablemente sea ésa la primera mención de *A. normanni* Kingsley de la costa Este de América; Rathbun (1901) estableció la identidad de "*A. minor*" de Brooks y Herrick con *A. packardii* sin comentar nada respecto al otro nombre que estos autores mencionaron. De la costa Este del continente Americano son muchas las referencias de *A. normanni*, mientras que del océano Pacífico suman apenas ocho; sólo cuatro indican la inclusión (en el material examinado) de ejemplares de ambas costas del continente (Chace 1937, Williams 1965, Christoffersen 1979, Kim y Abele 1988) y el presente trabajo, para el cual se contó con varios especímenes recolectados en la Isla Guadalupe, Antillas Francesas. A pesar de que Williams (1965) sí refiere la descripción original de la especie, en el párrafo correspondiente al área de distribución, indica Sonora, México, con un signo de interrogación; no menciona el trabajo de Chace (1937) y dice que la localidad tipo es Key West, Florida. En la reedición de esa obra (Williams 1984) sólo persiste el error referente a la localidad tipo. La primera ilustración de un ejemplar proveniente de la costa del océano Pacífico se encuentra en Kim y Abele (1988). Considerando las proporciones de la quela menor de los machos que examinaron (*circa* 5.8 veces más larga que ancha) sugieren que sus 20 ejemplares no pertenecen a la especie que también recolectaron en Florida; de sus siete machos estudiados, sólo uno tiene proporciones anchas, como los especímenes de Florida. El macho recolectado en Bahía Concepción y cuatro de la Isla Guadalupe (Antillas Francesas) tienen la quela menor 3.9 y hasta 4.3 veces más larga que ancha. Aunque Wicksten (1983) refiere haber revisado aproximadamente 140 ejemplares de *A. normanni* para su monografía de Carideos del Golfo de California, no menciona ningún detalle acerca de las proporciones de la quela menor de los machos.

Para otras especies del género *Alpheus*, se han señalado altos grados de variación intraespecífica en la forma y proporciones de las quelas del primer par de pereiópodos. El caso de *A. floridanus* ha sido particularmente documentado (Crosnier y Forest 1966, Chace 1972, Christoffersen 1979). La abundante muestra de *A. normanni* revisada por Christoffersen (1979) incluye cotipos de esa especie, de *A. packardii*, y de *A. beanii* Verrill a la cual incluye en la primera; él encontró que las protuberancias oculares y la constricción inferior

de la quela mayor pueden variar considerablemente, pero no comenta nada acerca de la quela menor de los machos. Además de las proporciones alargadas del pereiópodo recién mencionado, la descripción de Kim y Abele (1988) no corresponde con los especímenes del presente estudio en dos detalles más: las espinas móviles presentes en el isquión de los primeros pereiópodos; y la muesca ligera (y no espina) en el borde superior de la palma de la quela menor de los machos. Estos detalles podrían ser distintivos de una especie diferente, sin embargo, la presencia de un macho atípico en la serie de Kim y Abele (1988) sugeriría más bien otro caso de alta variabilidad intraespecífica. Sigue siendo necesaria una revisión minuciosa de material abundante de ambas costas del continente para establecer con claridad los límites de variación de esta especie. Por último, existe otra especie, *A. longichaelis* Carvacho, 1979, que según la descripción original se diferencia de *A. normanni* en la forma y proporciones de las quelas de los primeros pereiópodos. Desafortunadamente, la serie tipo de *A. longichaelis* incluye sólo un macho, y no existe otro registro que comente acerca de la morfología de esa especie.

7. *Alpheus rostratus* Kim y Abele, 1988

Alpheus rostratus Kim y Abele, 1988:51, fig. 21; Ríos 1989:133, lám. 25.

Material examinado.—Bahía Concepción, 10 mayo 1981, una hembra ovígera (LC, 3.8 mm) y un macho (LC, 3.8 mm).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: Golfo de California; Costa Rica; Islas Galápagos.

Comentarios.—La espina ventral mesial que en los primeros dos somitos abdominales debiera tener el macho según Kim y Abele (1988), sólo se advierte en el segundo de aquéllos.

Los dos especímenes de Bahía Concepción tienen algunas setas marginales en el rostro; en su tercer maxilípodo, el antepenúltimo segmento se proyecta notablemente en el extremo distal superior; y el escafocerito, aunque angosto, tiene el margen lateral casi recto; estos detalles acercan a la presente especie a *Alpheus paracrinitus* Miers mucho más de lo que Kim y Abele (1988) advirtieron. El material se comparó con tres hembras ovígeras de *A. paracrinitus* provenientes de la Isla Guadalupe (Antillas Francesas); sólo en la mayor de ellas (LC, 5.8 mm) los terceros maxilípodos tienen el segmento antepenúltimo prolongado distalmente. Es decir, en las otras dos (LC, 4.6 y 3.8 mm), la forma de ese artejo correspondería a *A. rostratus*. De acuerdo a las definiciones actuales, la diferencia principal entre las dos especies mencionadas es el rostro más largo de *A. rostratus*. Sin embargo, cabe la posibilidad de que ésta sea un sinónimo más de *A. paracrinitus*, especie también presente en el Golfo de California (Brusca 1980, Carvacho y Ríos 1983, Wicksten 1983,; Kim y Abele 1988), para la cual se ha documentado una notable variabilidad (Banner y Banner 1967).

8. *Alpheus tenuis* Kim y Abele, 1988

Alpheus tenuis Kim y Abele, 1988:79, fig. 33; Villalobos et al. 1989:21; Ríos 1989:137, lám. 26.

Material examinado.—Bahía Concepción: 17 enero 1978, A. Carvacho, un macho (LC, 8.4 mm); 18 junio 1980, un macho (LC, 11.3 mm) y una hembra ovígera (LC, 11.3 mm); 26 marzo 1981, un macho (LC, 8.1 mm) y una hembra ovígera (LC, 7.3 mm); 11 mayo 1981, H. Alvarez, un macho (LC, 10.4 mm) y una hembra (LC, 7.1 mm). Estuario del Río Mulegé: 27 marzo 1981, una hembra ovígera (LC, 8.6 mm).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: Golfo de California; Panamá.

Comentarios.—Kim y Abele (1988) han descrito cuando menos cinco especies (*Alpheus canalis, A. hyeyoungae, A. scopulus, A. tenuis y A. martini*) cercanas a *A. armillatus* H. Milne Edwards; según ellos, en *A. tenuis* los lados de la placa triangular en la que se continúa el rostro, es de lados cóncavos, y son rectos en *A. armillatus*; además, la espina distal en el mero de los primeros pereiópodos es más débil que en *A. armillatus*; también mencionan la presencia, sólo en ésta, de un vestigio de muesca transversal en el borde inferior de la quela menor del primer par. La mayoría de los ejemplares examinados para el presente estudio, sí presentan al menos un desnivel en ese lugar.

Se observaron otras variaciones en el material examinado: la quilla ventral del primer segmento del pedúnculo antenular puede carecer de espina en los machos; la espina móvil en el isquión de los quintos pereiópodos casi siempre está presente en ambos sexos; el tamaño de la espina distal en el mero de los primeros pereiópodos es variable, llegando incluso a ser apenas una protuberancia roma, o a estar ausente en alguno de los dos pereiópodos; y, en el telson existe una ligera depresión longitudinal dorsal. El penúltimo carácter corresponde a *A. martini* y el último a *A. canalis*. Otra especie, *A. wickstenae* Christoffersen y Ramos, 1988, es muy parecida a *A. martini* y zanja algunas diferencias entre ésta y *A. tenuis*.

Kim y Abele (1988) utilizaron como referencia algunos especímenes de *A. armillatus*, provenientes de la costa caribeña de Panamá. La identificación del material del presente estudio se complementó con el examen de tres especímenes de *A. armillatus* recolectados en la Isla Guadalupe (Antillas Francesas) y dos más recolectados en Olinda (Pernambuco, Brasil); en ellos, la placa rostral es de lados cóncavos (como en *A. tenuis*). Sin embargo, Martínez-Iglesias (1986) ilustra un ejemplar de Cuba con los lados rectos, como refieren Kim y Abele (1988) para sus especímenes de la costa caribeña de Panamá. Además del material de Bahía Concepción y Mulegé, se examinaron dos machos y una hembra ovígera recolectados en Bahía de los Angeles, Baja California, México.

9. *Alpheus umbo* Kim y Abele, 1988

Alpheus umbo Kim y Abele, 1988:84, fig. 35; Villalobos et al. 1989:21; Ríos 1989:142, lám. 27.

Material examinado.—Bahía Concepción, 10 abril 1982, S. Salazar, un macho (LC, 6.7 mm) y una hembra (LC, 6.2 mm); 14 abril 1983. R. Ríos, un macho (LC, 3.0 mm) y una hembra ovígera (LC, 6.2 mm).

Distribución geográfica.—Océano Pacífico: Golfo de California; Costa Rica; Colombia.

Comentarios.—En la hembra examinada se advierte una notable variación en el dáctilo de la quela mayor: el ápice se encuentra aparentemente muy desgastado, de forma que se ve más corto. Entre los alfeidos recolectados por el Sr. Diguet en el Golfo de California, se encontró un macho (MNHN: Na 8461) que pertenece a esta especie.

10. *Automate dolichognatha* De Man, 1888

Automate dolichognatha: Banner y Banner 1973:299, fig. 1 (y sinonimia); Wicksten, 1981:1104 (y sinonimia); 1983:41; 1984:186; Carvacho y Ríos 1983:283; Ríos y Carvacho 1983a:462; Hendrickx et al. 1983:73; Chace 1988:64; Villalobos et al. 1989:16; Ríos, 1989:146, lám. 28.

Material examinado.—Bahía Concepción, 7 mayo 1980, H. Alvarez, un espécimen ovígero (LC, 5.4 mm).

Distribución geográfica.—Pantropical, excepto en el Atlántico Oriental (Chace 1988).

Comentarios.—Dada la ausencia de apéndice masculino, los sexos se distinguían en base a la morfología de los primeros pereiópodos hasta que Banner y Banner (1973) encontraron las formas atribuidas a machos, en especímenes ovígeros; dichos autores concluyeron que no es posible distinguir sexos, y sugirieron la posibilidad de que el género *Automate* sea hermafrodita.

11. *Leptalpheus mexicanus* Ríos y Carvacho, 1983

Leptalpheus mexicanus Ríos y Carvacho, 1983b:306, fig. 1–3; Ríos 1989:150, lám. 29.

Material examinado.—Estuario del Río Mulegé, R. Ríos: 23 marzo 1981, EM 2506, hembra holotipo (LC, 3.36 mm) y alotipo (LC, 3.54 mm), paratipos macho (LC, 3.4 mm) y hembra (LC, 2.9 mm); 13 diciembre 1982, un macho (LC, 2.9 mm); 14 diciembre 1982, dos machos (LC, 2.5 y 2.9 mm), una hembra (LC, 2.3 mm) y otra hembra (USNM 367994) (LC, 2.3 mm).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: Estuario del Río Mulegé, Baja California Sur. (?) Colombia.

Comentarios.—*Leptalpheus mexicanus* habita en las madrigueras de *Upogebia dawsoni* Williams, 1986, en fondos arenosos lodosos y su presencia en Colombia es un registro inédito comunicado epistolarmente por Gabriel Ramos (Universidad del Valle Cali, Colombia).

*12. *Pomagnathus corallinus* Chace, 1937

Pomagnathus corallinus Chace, 1937:124, fig. 5; Wicksten 1983:35 (y sinonimia); Villalobos et al. 1989:13; Ríos 1989:160, lám. 31.

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: desde el Sur del Golfo de California hasta Panamá; Isla Clarión; Isla Clipperton; Isla Malpelo; Islas Galápagos.

Comentarios.—El registro de dos machos de Bahía Concepción (Rodríguez de la Cruz, 1987) constituye el límite Norte de la distribución geográfica de esta peculiar especie. Durante los muestreos realizados para el presente estudio, se llevaron a cabo colectas en zonas de crecimiento del coral donde habita *P. corallinus*, tanto buceando como durante las mareas bajas, pero en ninguna ocasión se le encontró.

La brevísima diagnosis ofrecida por Rodríguez de la Cruz (1987) incluye un carácter que no corresponde con la definicón de la especie: presencia de una espina en los capuchones oculares; esa autora, como Word y Charwat (1976), reproduce parte de las ilustraciones de la descripción original, pero ella las adjudica equívocamente a Coutière (1909).

13. *Salmoneus ortmanni* (Rankin, 1898)

Salmoneus ortmanni: Carvacho 1979:453 (y sinonimia); Banner y Banner 1981:56, fig. 7h–k; Christoffersen 1982:94, fig.1–3; Carvacho y Ríos 1983:283; Ríos y Carvacho 1983a:462; Villalobos et al. 1989:16; Ríos 1989:154, lám. 30.

Material examinado.—Bahía Concepción, 27 junio 1980, un especímen ovígero (LC, 4.7 mm). Estuario del río Mulegé, 27 marzo 1981, dos especímenes no ovígeros (LC, 3.6 y 4.3 mm).

Diagnosis.—El caparazón se proyecta anteriormente en triángulo isósceles hasta constituir el rostro, el cual tiene quilla mesial discreta; existe una pequeña prolongación marginal aguda al lado de cada ojo. La placa rostral es de lados ligeramente cóncavos y el rostro, sin espina alguna, alcanza al segundo segmento del pedúnculo antenular. Desde el dorso, los ojos apenas se advierten debajo del caparazón; en vistas lateral y anterior, es posible distinguirlos parcialmente. El pedúnculo antenular es grueso, tiene el segundo segmento igual o menor que el tercero. El estilocerito es robusto y puntiagudo y alcanza al margen distal del segundo segmento del pedúnculo. El escafocerito es ancho, alcanza al margen distal del segundo segmento del pedúnculo antenular, tiene el margen lateral ligeramente convexo y rematado en una espina distal corta que no rebasa a la lámina. Los primeros pereiópodos son diferentes entre ellos; el mayor tiene la palma de la quela extraordinariamente abultada y socavada para alojar al mero cuando se recoge. Los dedos son largos, ligeramente retorcidos hacia la punta y con alrededor de 13 dientes romos en el margen cortante. El carpo es alargado. El mero es aproximadamente tan largo como el doble de su ancho; presenta un ensanchamiento distal y tiene un surco somero donde puede acomodarse la palma. El otro primer pereiópodo es esbelto y la quela tiene los dedos un poco más cortos que la palma. El segundo par de pereiópodos es simétrico, raquítico y con el carpo subdividido en cinco segmentos, de los cuales el proximal es el mayor. El mero es más corto que el carpo y más largo que el isquión. En éste hay una seta en el tercio distal. Los pereiópodos posteriores tienen el dáctilo simple, ligeramente curvado y casi tan largo como la mitad del própodo. Este tiene de una a cuatro espinas móviles en el margen flexor y un par asimétrico distal. En el isquión hay una o dos espinas móviles alternadas. Los pleópodos del segundo par en todos los especímenes tienen, además del apéndice interno, uno masculino un poco más largo, y provisto de varias setas marginales y apicales. En el extremo ventral lateral posterior del sexto segmento abdominal, se delínea más o menos una articulación. El telson tiene dos pares de espinas dorsales y dos pares terminales; el margen posterior es truncado y en ocasiones tiene una amplia escotadura mesial poco profunda, de donde brotan una media docena de setas.

Distribución geográfica.—Atlántico Occidental: Islas Bermudas; Islas Bahamas; Isla Guadalupe y península de Yucatán; São Paulo y Paraná, Brasil. Pacífico Oriental: Golfo de California; Isla Playa Blanca, Colombia.

Comentarios.—La descripción original de esta especie es muy corta y sin figuras suficientes. Christoffersen (1982) ilustra un espécimen completo y Banner y Banner (1981) ofrecen una descripción detallada y figuras de la peculiar quela mayor, pero no existe una diagnosis escrita de *Salmoneus ortmanni*, por lo que se ha incluído una aquí.

El espécimen ovígero de Bahía Concepción era de color amarillo verdoso brillante, y se recolectó al remover las rocas de una poza entre mareas, con algas. Los ejemplares de Mulegé estaban bajo rocas en fondos fangosos y se recolectaron junto con una hembra ovígera de *Alpheus tenuis*. Christoffersen (1982) recolectó a *Salmoneus ortmanni* en salinidades tan bajas como 3.07 partes por mil. La presencia de apéndice masculino en especímenes ovígeros, ha sido observada en *Aretopsis amabilis* por Miyake y Miya (1967), por Christoffersen (1982) en *Salmoneus ortmanni* y por Carvacho (1989) en otras especies del género *Salmoneus*.

Del Golfo de California se ha citado también *Salmoneus serratidigitus* (Coutière, 1896): Banner y Banner 1981, Wicksten 1983; de acuerdo a las definiciones actuales, esta especie se distingue de *S. ortmanni* por: un mayor desarrollo de la escotadura en el margen posterior del telson; las proporciones más largas y la forma cilíndrica de la quela mayor; el mero más alargado del tercer pereiópodo; y por tener más cortos el carpo de la quela mayor y el isquión del tercer pereiópodo. Banner y Banner (1981) ofrecen una revisión preliminar del género *Salmoneus*; ahí informan del estudio de dos lotes de *S. ortmanni* recolectados en Quintana Roo, México. Además del material de Bahía Concepción y Mulegé, se examinó un espécimen ovígero recolectado en Laguna Percebú, Baja California, y ocho ejemplares provenientes de la isla Guadalupe, Antillas Francesas. Se hallaron diferencias con respecto a las descripciones de Banner y Banner (1981) en dos detalles: la presencia de una o dos espinas en el isquión de los pereiópodos posteriores, y la presencia de vestigios de escotadura en el margen posterior del telson. Christoffersen (1982) también enlista algunas variaciones morfológicas luego de revisar abundante material brasileño. La única diferencia constante entre el material del Golfo de California y el del Caribe fue una espina móvil en el isquión de los segundos pereiópodos; en los animales del Golfo de California, se encuentra a lo más una seta.

14. *Synalpheus apioceros sanjosei* Coutière, 1909
(Fig. 3)

Synalpheus apioceros sanjosei Coutière, 1909:29, fig. 10; Hendrickx et al. 1983:72; Carvacho y Ríos 1983:283; Wicksten 1983:39; Ríos 1989:162, lám. 32.

Synalpheus lockingtoni: Wicksten 1983:39 (al menos AHF 1040-40) [no *Synalpheus lockingtoni* Coutière, 1909].

Material examinado.—Bahía Concepción, varias fechas, 18 machos (LC, 3.2–6.6 mm), una hembra (LC, 7.6 mm), 13 hembras ovígeras (LC, 3.5–9.6 mm) y 26 especímenes más (LC, 2.4–4.4 mm).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: Golfo de California y Guerrero, en México; Costa Rica.

Comentarios.—Este es el *Synalpheus* más común en Bahía Concepción. Se recolectó en diferentes ambientes rocosos: mantos algales, esponjas, corales, y sobre un bivalvo (*Spondylus* sp.). En varias ocasiones se encontró un macho junto a una hembra ovígera; una de esas parejas se extrajo de galerías en un coral (*Porites* sp.) y otra se halló en un canal de una esponja, cohabitando con otra pareja de porcelánidos (*Pachycheles setimanus*).

Coutière (1909) describió *Synalpheus apioceros* de la costa americana del Mar Caribe y estableció cuatro subespecies: *S. a. sanjosei*, *S. a. mayaguensis*, *S. a. leiopes* y *S. a. desterroensis*, la primera de éstas, en base a una pareja hallada por Diguet en la Isla San José, Golfo de California.

El material de Bahía Concepción podría asignarse a la especie nominal y a cuando menos las tres primeras subespecies; sin embargo, dado que para el Pacífico oriental Coutière (1909) sólo mencionó a *Synalpheus apioceros sanjosei*, en el presente informe es éste el nombre que se ha usado, provisionalmente y hasta que se haga una comparación del material del Golfo de California con aquél de las otras formas mencionadas (del Mar Caribe y de Brasil). Además de los ejemplares de Bahía Concepción, se examinó el lote 1040-40 de la institución Allan Hancock: fue identificado como *S. a. sanjosei* por la Dra. Wicksten y concuerda con aquéllos, pero en su monografía (Wicksten 1983) aparece enlistado entre el material de *S. lockingtoni* Coutière.

15. *Synalpheus biunguiculatus* (Stimpson, 1860)
(Fig. 4)

Synalpheus biunguiculatus: Banner 1953:32, fig. 10 (y sinonimia); Chace 1962:612; Abele 1975:75; Hendrickx et al. 1983:72; Wicksten 1983: 37; Ríos 1989:167, lám. 33.

Material examinado.—Bahía Concepción: 18 junio 1980, Y. Haasmann, una hembra ovígera (LC, 6.2 mm); 19 junio 1980, dos machos (LC, 4.8 y 5.9 mm) y una hembra ovígera (LC, 5.5 mm); 14 abril 1983, R. Ríos, un macho (LC, 5.0 mm).

Distribución geográfica.—Islas Hawaii. Pacífico Oriental: desde el Golfo de California hasta Puerto Utria, Colombia. Isla Clipperton. Isla Malpelo. Islas Galápagos.

Comentarios.—*S. biunguiculatus* (Stimpson) fue redescrita por Banner (1953), quien designó a una hembra ovígera como neotipo. Chace (1962) destacó que algunos caracteres pueden variar considerablemente. En Ríos (1989) se anotó la ausencia de apéndices internos en los pleópodos de los machos. Otros *Synalpheus* con tal característica son: *senegambiensis*, *fritzmuelleri*, *hululensis africanus*, *paraneomeris*, *charon*, *bituberculatus*, *tumidomanus*, *graveri* y *scaphoceris* (Holthuis 1951, Chace 1966, Crosnier y Forest 1966, Miya 1972, Dardeau 1986).

16. *Synalpheus digueti* Coutière, 1909
(Fig. 5)

Synalpheus digueti Coutière, 1909:48, fig. 28; Chace 1937:123; Abele 1975:77, fig. 31; Carvacho y Ríos 1983:283; Wicksten 1983:38; Villalobos et al. 1989:14; Ríos 1989:171, lám. 34.

Material examinado.—Bahía Concepción, varias fechas, diez machos (LC, 3.7–8.9 mm), una hembra (LC, 9.1 mm), tres hembras

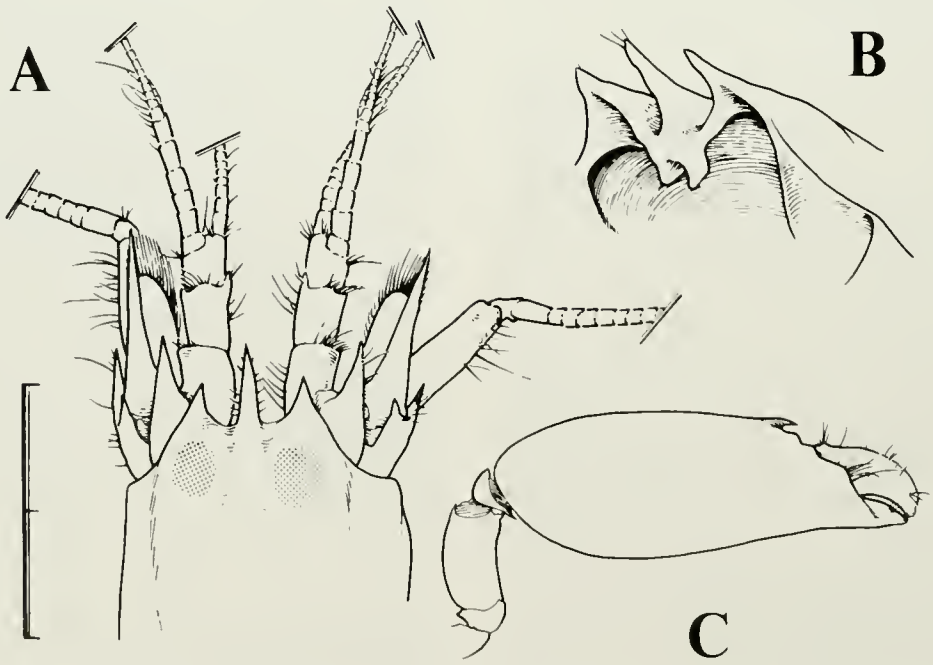


Figura 3. *Synalpheus apioceros sanjosei*. A, vista dorsal de la porción anterior del cefalotórax, escala 2 mm. B, vista inferolateral de la porción anterior del caparazón. C, vista lateral del primer pereiópodo mayor.

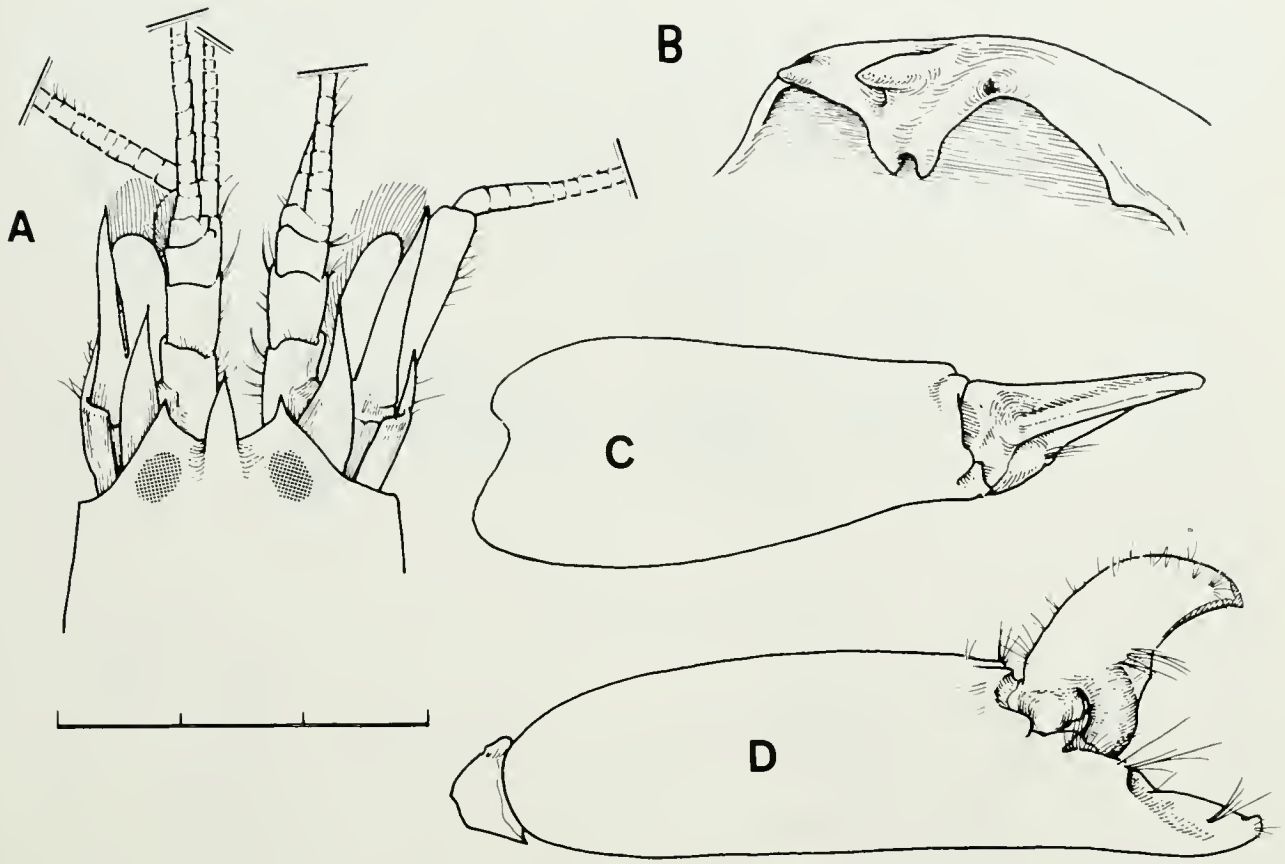


Figura 4. *Synalpheus biunguiculatus*. A, vista dorsal de la porción anterior del cefalotórax, escala 3 mm. B, vista frontal de la porción anterior del caparazón. C, vista dorsal del primer pereiópodo mayor. D, vista lateral de C.

ovígeras (LC, 7.1–10.2 mm) y diez especímenes más (LC, 2.1–8.9 mm).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: desde el Golfo de California hasta la Isla de Gorgona, Colombia. Isla Malpelo. Islas Galápagos.

Comentarios.—Se recolectó *Synalpheus digueti* asociado con esponjas y corales. Esta especie se distingue de los otros *Synalpheus* incluídos en el presente estudio por la cortedad del rostro y la brevedad del proceso rostrorbital. Sin embargo, *S. digueti* es muy parecido a *S. brevicarpus* (Herrick, 1891) y a *S. minus* (Say, 1818), véase Coutière (1909) y Christoffersen (1979). Dado que las dos últimas comparten la mayoría de su área de distribución, han llegado a ser considerados, aunque con reserva, como sinónimas (Chace 1972). Según Christoffersen (1979), lo que Verrill (1922) llamó *Synalpheus digueti* de la Isla Perla, Panamá, es en realidad *S. brevicarpus*. A la fecha, no se han establecido criterios para distinguir con certeza a estas tres especies que constituyen lo que Coutière (1909) llamó "grupo brevicarpus." Además del material de Bahía Concepción, se examinaron algunos ejemplares (AHF 1092-40) recolectados cerca de Guaymas, Sonora, identificados por la Dra. Wicksten.

*17. *Synalpheus lockingtoni* Coutière, 1909

Synalpheus lockingtoni Coutière, 1909:21, fig. 1; Wicksten 1983:39 (excepto al menos AHF 1040-40); 1984:187 (y sinonimia).

Distribución geográfica.—Pacífico Oriental: desde Santa Cruz, California, hasta Bahía Magdalena, Baja California Sur; Golfo de California; Zihuatanejo, Guerrero.

Comentarios.—Lockington (1878) no precisó la localidad tipo, sólo mencionó que sus especímenes provenían de Puerto Escondido, de la Bahía de Mulegé y de "otros puntos en la costa occidental del Golfo de California." A excepción de Brusca (1980), Wicksten (1983) y Rodríguez de la Cruz (1987), los demás registros de *S. lockingtoni* se han hecho en base a material recolectado en la costa de California. Según Wicksten (1984) la existencia de esta especie en Ecuador se basó probablemente en una identificación errada. Brusca (1980) señala a ésta como la especie de *Synalpheus* más abundante en la parte Norte del Golfo de California; de ahí Wicksten (1983) revisó material también exclusivamente de esa área, además de un espécimen proveniente de Zihuatanejo. Rodríguez de la Cruz (1987) informa de una hembra recolectada en Puerto Escondido. Los registros indican que la presencia de *S. lockingtoni* en el Sur del golfo es ocasional. A lo largo del presente estudio nunca se le encontró.

Wicksten (1983) opina que *S. lockingtoni* puede confundirse con *S. apioceros sanjosei*, pero de acuerdo a Lockington (1878), Coutière (1909) y Schmitt (1921), la ausencia de espina en el borde distal superior de la palma de la quela mayor en la primera mencionada, sería un carácter claro para distinguir a las dos especies.

18. *Synalpheus mulegensis* n. sp.
(Fig. 6)

?*Synalpheus goodei occidentalis* Coutière, 1909:60, fig. 34; Rodríguez de la Cruz 1987:42.

?*Synalpheus herricki*: Chace 1937:123 [no *Synalpheus herricki* Coutière, 1909].

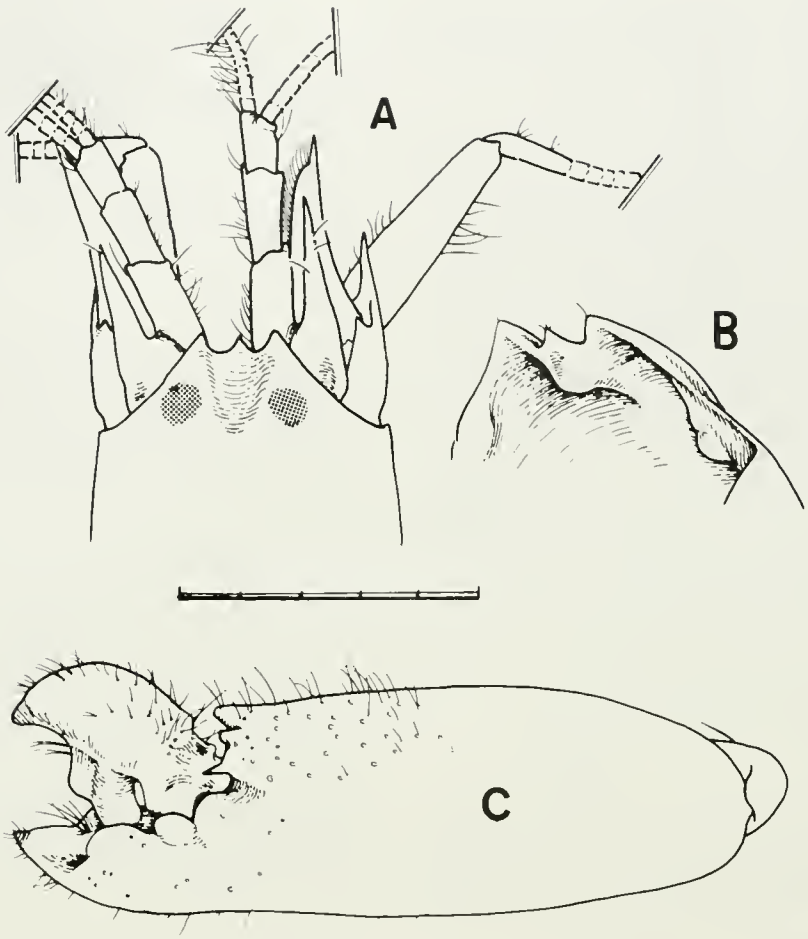


Figura 5. *Synalpheus digueti*. A, vista dorsal de la porción anterior del cefalotórax. B, vista inferolateral de la porción anterior del caparazón. C, vista lateral del primer pereiópodo mayor. Escala: A, 4 mm; C, 5 mm.

Synalpheus goodei occidentalis: Wicksten 1983:37 (al menos AHF 683-37)
Synalpheus sp.: Ríos, 1989:181, lám. 37.

Material examinado.—Holotipo, una hembra ovígera (LC, 5.2 mm), recolectada frente a Bahía Concepción, 15 marzo 1937, 22 m (AHF 683-37).

Descripción.—El caparazón es liso, con escotadura cardiaca y las esquinas pterigostomiales proyectadas hacia el frente. El rostro es más angosto que las espinas oculares, pero igual de largo; carece de proceso rostrorbital. El pedúnculo antenular es esbelto, los dos primeros segmentos son claramente más largos que anchos. El estilocerito es triangular y no alcanza a la mitad del primer artejo del pedúnculo antenular. El escafocerito está desprovisto de lámina, y la espina lateral alcanza a la mitad del segundo segmento del pedúnculo antenular. En el segmento basal del pedúnculo antenal, el borde superior forma un ángulo recto, y la espina lateral es tan larga que alcanza a la mitad del tercer artejo del pedúnculo antenular. El carpocerito es ligeramente más largo que el pedúnculo antenular. El tercer maxilípodo tiene sólo un mechón de setas en el ápice. En el primer par de pereiópodos, la quela mayor es de sección ovoidea y presenta una proyección en el borde distal de la palma; el dedo fijo es más corto que el dáctilo; el extremo distal superior del mero tiene una proyección triangular.

El holotipo carece del primer pereiópodo menor.

El segundo par de pereiópodos es simétrico, quelado, raquítico y con el carpo subdividido en cinco segmentos, de los cuales el proximal es el mayor. En los pereiópodos posteriores, el dáctilo es bífido y más corto que el ancho del própodo; éste posee cuatro o cinco espinas móviles en el borde ventral y un par distal; el carpo, mero e isquión son inermes. El telson tiene dos pares de fuertes espinas en el dorso y dos pares en el estrecho margen distal. El exópodo uropodal tiene dos espinas fijas en el margen lateral, cerca de la espina móvil, y otra, pequeña, junto a ésta; no se aprecia sutura transversal.

Distribución geográfica.—Golfo de California: frente a Bahía Concepción (26°53′50″N, 111°52′25″W).

Comentarios.—Ninguno de los siete especímenes con los que Coutière (1909) erigió *Synalpheus goodei occidentalis* del Golfo de California fueron examinados; sin embargo, sus figuras 34a y 34a′ muestran la porción anterior del caparazón de dos de ellos. El mismo Coutière destacó que una hembra de su serie (aparentemente la de la fig. 34a) tal vez correspondiera a otra especie. Dardeau (1984) ha sugerido la posibilidad de que la subespecie de Coutière contenga dos especies diferentes; Verrill (1922) también destacó que esa subespecie fuera distinta a *Synalpheus goodei* Coutière. *Synalpheus mulegensis* n. sp. puede distinguirse de *S. goodei occidentalis*, al margen de la validez de ésta, por tener sólo dos espinas fijas en el margen lateral del urópodo externo; el rostro, las espinas oculares, el estilocerito y el escafocerito son más cortos; y en el margen ventral del própodo de los pereiópodos posteriores apenas hay cuatro o cinco espinas móviles.

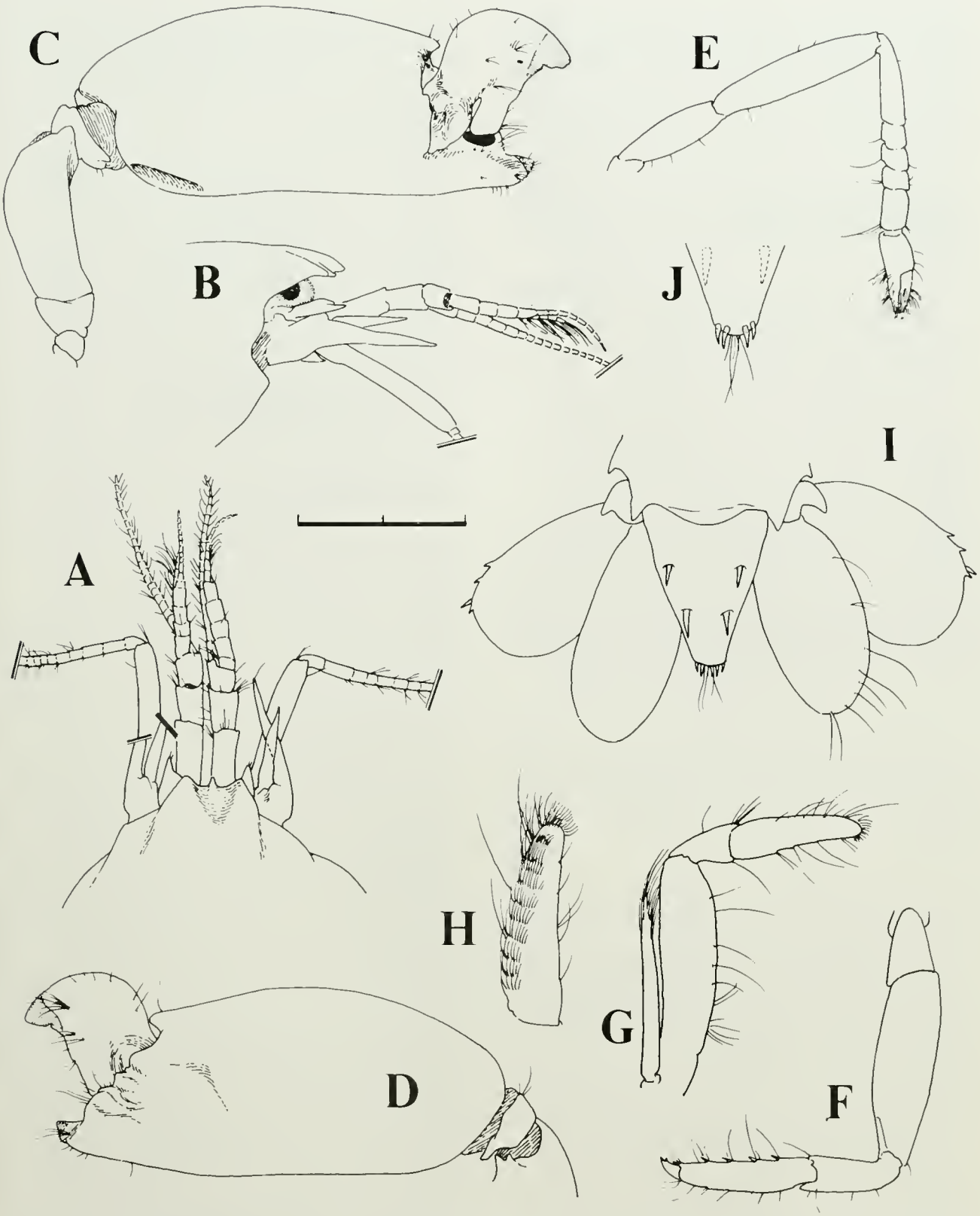


Figura 6. *Synalpheus mulegensis* n. sp. A, vista dorsal de la porción anterior del cefalotórax. B, vista lateral de A. C y D, vistas laterales del primer pereiópodo mayor. E, segundo pereiópodo. F, tercer pereiópodo. G, tercer maxilípodo. H, detalle de la otra cara del último segmento de G. I, vista dorsal del abanico caudal. J, vista ventral del ápice del telson. Escala: A–D, 2 mm.

El único espécimen conocido de *Synalpheus mulegensis* n. sp. se asemeja a *S. herricki* Coutière. Al redescribir esa especie, Dardeau (1984) señala que en dos de los ejemplares del Golfo de California identificados por Chace (1937) como *S. herricki*, encontró que el ápice del tercer maxilípodo carecía de espinas. Dado que éste es un carácter bastante raro, es probable que esos ejemplares pertenezcan a la nueva especie. Otras dos especies con setas en vez de la ornamentación típica en el tercer maxilípodo son: *S. theano* De Man, 1910, y *S. barahonensis* Armstrong, 1949. La primera posee proceso rostrorbital y su área de distribución conocida comprende Indonesia y Australia (Banner y Banner 1975); la segunda tiene cuatro segmentos en el carpo de los segundos pereiópodos y se conoce sólo de la República Dominicana (Dardeau 1984).

Los otro cuatro especímenes que Wicksten (1983) identificó como *Synalpheus goodei occidentalis* no estuvieron disponibles para compararlos con el holotipo de la nueva especie. El nombre específico se deriva de la palabra "Mulegé," que era como se llamaba Bahía Concepción antes de la llegada de los españoles.

*19. *Synalpheus townsendi mexicanus* Coutière, 1909

Synalpheus townsendi mexicanus Coutière, 1909:34, fig. 17; Chace 1937:123; Wicksten 1983:38; Villalobos et al. 1989: 15.

Distribución geográfica.—Golfo de California, desde la Isla Angel de la Guarda hasta Cabo San Lucas.

Comentarios.—Esta especie, recolectada por Steinbeck y Ricketts (1941) en Bahía Concepción, no se encontró en el área en ninguna ocasión durante el presente estudio. En la clave de Wicksten (1983) se indica que *S. t. mexicanus* carece de espina superior en el segmento basal del pedúnculo antenal, pero la presencia de una pequeña espina o el "borde superior ligeramente agudo" como lo describió Coutière (1909), es uno de los caracteres en base a los cuales este último estableció la subespecie en cuestión.

AGRADECIMIENTOS

A CICESE por proveer espacio, equipo y asesoría cuando se necesitó. A todos los compañeros del Laboratorio, desde la Aparicio hasta la Zinzer. A Clara Yáñez, por los dibujos y todo. Al Prof. Carvacho por el privilegio de ser su discípulo. A los dos revisores anónimos, por sus recomendaciones y sugerencias.

LITERATURA CITADA

Abele, L. G. 1975. The macruran decapod crustacea of Malpelo Island. Smithsonian Contributions to Zoology 176:69–85.

Abele, L. G., y W. Kim. 1989. The decapod crustaceans of the Panama Canal. Smithsonian Contributions to Zoology 482:1–50.

Armstrong, J. C. 1941. The caridea and stomatopoda of the second Templeton Crocker–American Museum expedition to the Pacific Ocean. American Museum Novitates 1137:1–14.

Armstrong, J. C. 1949. New Caridea from the Dominican Republic. American Museum Novitates 1410:1–27.

Banner, A. H. 1953. The Crangonidae, or snapping shrimp, of Hawaii. Pacific Science 7:1–144.

Banner, A. H., y D. M. Banner. 1967. Contributions to the knowledge of the alpheid shrimp of the Pacific Ocean, XI. Collections from the Cook and Society Islands. Occasional Papers of the Bernice P. Bishop Museum 23:253–286.

Banner, D. M., y A. H. Banner. 1973. The alpheid shrimp of Australia. Part I: The lower genera. Records of the Australian Museum 28:291–382.

Banner, D. M., y A. H. Banner. 1975. The alpheid shrimp of Australia. Part II: The genus *Synalpheus*. Records of the Australian Museum 29:267–389.

Banner, D. M., y A. H. Banner. 1981. Annotated checklist of the alpheid shrimp of the Red Sea and Gulf of Aden. Zoologische Verhandelingen 190:1–99.

Boone, P. L. 1931. A collection of anomuran and macruran crustacea from the Bay of Panama and the freshwaters of the Canal Zone. Bulletin of the American Museum of Natural History 63:137–189.

Brooks, W. K., y F. H. Herrick. 1891. The embryology and metamorphosis of the macroura. Memoirs of the National Academy of Sciences 5:321–576.

Brusca, R. C. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. University of Arizona Press. Tucson, Arizona, U.S.A.

Carvacho, A. 1979. Les crevettes carides de la mangrove guadeloupéenne. Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e série 1, section A, 2:445–470.

Carvacho, A. 1989. Sur l'appendix masculin chez *Salmoneus* (Decapoda, Alpheidae). Crustaceana 57:253–256.

Carvacho, A., y R. Ríos 1983. Los camarones carideos del Golfo de California. II. Catálogo, claves de identificación y discusión biogeográfica. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México (1982) 9:279–294.

Coutière, H. 1896. Note sur quelques genres nouveaux ou peu connus d'alphéidés, formant la sous-famille des Alphéopsidés. Muséum d'Histoire Naturelle, Paris, Bulletin 2:380–386.

Coutière, H. 1909. The American species of snapping shrimps of the genus *Synalpheus*. Proceedings of the United States National Museum 36:1–93.

Crosnier, A., y J. Forest. 1966. Crustacés décapodes: Alpheidae. Résultats scientifiques des campagnes de la "Calypso" 27 (7). Annales de l'Institut Océanographique, Monaco 44:199–314.

Chace, F. A., Jr. 1937. Caridean decapod crustacea from the Gulf of California and the west coast of Lower California. Part VII of the Templeton Crocker Expedition. Zoologica 22:109–138.

Chace, F. A., Jr. 1962. The non-Brachyura decapod crustaceans of Clipperton Island. Proceedings of the United States National Museum 113:605–635.

Chace, F. A., Jr. 1966. Decapod crustaceans from St. Helena Island, South Atlantic. Proceedings of the United States National Museum 118:623–661.

Chace, F. A., Jr. 1972. The shrimps of the Smithsonian–Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). Smithsonian Contributions to Zoology 98:1–179.

Chace, F. A., Jr. 1988. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the Albatross Philippine expedition, 1907–1910, Part 5: Family Alpheidae. Smithsonian Contributions to Zoology 466:1–99.

Christoffersen, M. L. 1979. Decapod Crustacea: Alpheoida. *In* Campagnes de la Calypso au large des côtes atlantique de l'Amérique du Sud (1961–1962). I (36). Annales de l'Institut Océanographique, Monaco. Supplément 55:297–377.

Christoffersen, M. L. 1982. Distribution of warm water alpheoid shrimp (Crustacea, Caridea) on the continental shelf of eastern South America between 23° and 35° Lat S. Boletim do Instituto Oceanográfico, São Paulo 31:93–112.

Christoffersen, M. L. 1984. The western atlantic snapping shrimps related to *Alpheus heterochaelis* Say (Crustacea, Caridea), with the description of a new species. Papéis Avulsos de Zoologia 35:189–208.

Dardeau, M. R. 1984. *Synalpheus* shrimps (Crustacea: Decapoda: Alpheidae). I. The gambarelloides group, with a description of a new species. Memoirs of the Hourglass Cruises 7:1–125.

Dardeau, M. R. 1986. Redescription of *Synalpheus scaphoceris* Coutière, 1909 (Decapoda: Alpheidae) with new records from the Gulf of Mexico. Journal of Crustacean Biology 6:491–496.

Guise, W. V. 1854. Upon a new species of "*Alpheus*" discovered upon the coast of "Herm" (Channel Islands). Annals and Magazine of Natural History, Series 2, 14:275–280.

Hendrickx, M. E., M. K. Wicksten, y A. M. van der Heiden. 1983. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, Mexico. IV. Report on the caridean crustaceans. Proceedings of the Biological Society of Washington 96:67–78.

Holthuis, L. B. 1951. The caridean crustacea of tropical west Africa. Atlantide Report 2:7–187.

Kim, W., y L. G. Abele. 1988. The snapping shrimp genus *Alpheus* from the eastern Pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Smithsonian Contributions to Zoology 454:1–119.

Kingsley, J. S. 1878a. A synopsis of the North American species of the genus *Alpheus*. Bulletin of the United States Geological Survey 4:189–199.

Kingsley, J. S. 1878b. Notes on the North American caridea in the Museum of the Peabody Academy of Science at Salem, Mass. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 30:89–98.

Kingsley, J. S. 1880. On a collection of crustacea from Virginia, North Carolina, and Florida, with a revision of the genera of Crangonidae and Palaemonidae. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia (1879) 31:384–427.

Lockington, W. N. 1878. Remarks on some new alphei, with a synopsis of the North American species. The Annals and Magazine of Natural History, series 5, 1:465–480.

Martinez-Iglesias, J.C. 1986. Los crustáceos decápodos del Golfo de Batabanó. Caridea y Penaeidea. Poeyana 321:1–37.

Miya, Y. 1972. The Alpheidae (Crustacea, Decapoda) of Japan and its adjacent waters, Part I. Publications from the Amakusa Marine Biological Laboratory, Kyushu University 3:23–101.

Miyake, S., y Y. Miya. 1967. A rare alpheid shrimp *Aretopsis amabilis* De Man from the Ryukyu Islands (Decapoda, Crustacea). Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University 14:267–273.

Rathbun, M. J. 1901. The Brachyura and Macrura of Porto Rico. United States Fish ComMission Bulletin for 1900, 20:1–127.

Rathbun, M. J. 1910. The stalk-eyed crustacea of Peru and the adjacent coast. Proceedings of the United States National Museum 38:531–620.

Ríos, R. 1989. Un catálago de camarones carideos de Mulegé y Bahía Concepción, B.C.S., con anotaciones acerca de su biología, ecología, distribución geográfica y taxonomía. Tesis profesional. Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México.

Ríos, R., y A. Carvacho. 1983a. Caridean shrimps of the Gulf of California. I. New records with some remarks on amphiamerican distribution. Pacific Science (1982) 36:459–465.

Ríos, R., y A. Carvacho. 1983b. Caridean shrimps of the Gulf of California. III. *Leptalpheus mexicanus*, new species (Crustacea, Decapoda, Alpheidae). Journal of Crustacean Biology 3:306–313.

Rodriguez de la Cruz, M. C. 1987. Crustáceos decápodos del Golfo de California. Secretaría de Pesca, México, D.F., México.

Schmitt, W. L. 1921. The marine decapod Crustacea of California. University of California Publications in Zoology 23:1–470.

Steinbeck, J., y E. F. Ricketts. 1941. Sea of Cortez. Paul P. Appel, Mamaroneck, N.Y., U.S.A.

Verrill, A. E. 1922. Macrura. Part II. *In* Decapod crustacea of Bermuda. Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences 26:1–179.

Villalobos, J. L., J. C. Nates, A. Cantú, M. D. Valle, P. Flores, E. Lira, y P. Schmidtsdorf. 1989. Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las Islas del Golfo de California, México. Listados faunísticos de México, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 1:1–114.

Wicksten, M. K. 1981. The species of *Automate* (Caridea: Alpheidae) in the eastern Pacific Ocean. Proceedings of the Biological Society of Washington 94:1104–1109.

Wicksten, M. K. 1983. A monograph on the shallow water caridean shrimps of the Gulf of California, México. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 13:1–59.

Wicksten, M. K. 1984. New records of snapping shrimps (Family Alpheidae) from California. Proceedings of the Biological Society of Washington 97:186–190.

Wicksten, M. K. 1988. A new species of snapping shrimp from the Pacific coast of Colombia (Decapoda, Caridea, Alpheidae). Crustaceana 54:1–4.

Wicksten, M. K., y M. E. Hendrickx. 1986. *Alpheopsis cortesiana*, a new snapping shrimp from the Gulf of California. Proceedings of the Biological Society of Washington 99:196–197.

Williams, A. B. 1965. Marine decapod crustaceans of the Carolinas. Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service 65:1–298.

Williams, A. B. 1984. Shrimps, Lobsters and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., U.S.A.

Word, J. Q., y D. K. Charwat. 1976. Invertebrates of Southern California Coastal Waters. II. Natantia. Southern California Coastal Water Research Project, El Segundo, California, U.S.A.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 15 1 November 1992

Análisis de la Distribución de Tallas, Captura y Esfuerzo en la Pesquería de las Langostas *Panulirus inflatus* (Bouvier, 1895) y *P. gracilis* Streets, 1871 (Decapoda: Palinuridae) en las Costas de Sinaloa, México

Raúl Pérez González, Luis Miguel Flores Campaña

Laboratorio de Invertebrados y Ecología del Bentos, Escuela Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, Apdo. Postal 610, Mazatlán, Sinaloa 82000, México

Arturo Núñez Pastén

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Estación Mazatlán, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 811, Mazatlán, Sinaloa 82000, México

RESUMEN.—En este trabajo se analiza la distribución por tallas de la captura de langostas *Panulirus inflatus* (Bouvier) y *P. gracilis* Streets en el sur del estado de Sinaloa, México, y la información sobre captura y esfuerzo de la temporada 1983–84. Las capturas presentaron medias de longitud cefalotorácica (LC) menores que la talla mínima legal permitida (8.2 cm) y sucedió lo mismo con las modas observadas en los histogramas mensuales de frecuencia, que fueron de 7.5 cm en promedio. Asimismo, las capturas coinciden con el esfuerzo pesquero, debido a que los pescadores aumentan este último cuando están obteniendo buenos resultados y viceversa. Adicionalmente, se obtuvieron datos sobre temperatura y salinidad del agua. La temperatura del agua presentó un incremento gradual, con valores mínimos en febrero de 15.9°C en la superficie y 16.2°C en el fondo, y máximos en junio de 29.4°C en la superficie y 27.9°C en el fondo. La salinidad tuvo un valor mínimo de 34.4‰ tanto en superficie (febrero y marzo) como en fondo (abril), y máximos de 36.9‰ en abril (superficie) y 37.0‰ en mayo (fondo).

ABSTRACT.—The size distributions of the lobsters *Panulirus inflatus* (Bouvier) and *P. gracilis* Streets captured in southern Sinaloa, Mexico, were analyzed, as were the catch and effort of commercial fishermen during the 1983–84 lobster season. The average size (cephalothorax length) observed in catches (7.5 cm) was less than the authorized minimum legal size (8.2 cm), as was the mode obtained from monthly frequency histograms. Catches coincided with fishing effort. Information was also obtained on water temperature and salinity. Temperature increased gradually, with minimum values observed in February (surface, 15.9°C; bottom, 16.2°C) and maximum values observed in June (surface, 29.4°C; bottom, 27.9°C). Salinity was at its minimum of 34.4‰ at the surface in February and March and at the bottom in April). The maximum at the surface was 36.9‰ in April, and at the bottom was 37.0‰ in May.

INTRODUCCION

Dentro de los crustáceos, la langosta es uno de los recursos pesqueros más importantes en México. Este término se aplica principalmente a las especies de la familia Palinuridae, también llamadas langostas espinosas. En aguas tropicales y subtropicales de las costas mexicanas, son cinco las especies pertenecientes al género *Panulirus* White, 1847, que están sujetas a una captura comercial. México ocupa actualmente el décimo segundo lugar en captura mundial de langosta; entre 1940 y la década de los setentas se encontraba entre los cinco primeros lugares (Chapa 1964). La mayor producción está dada por dos especies: *P. interruptus* (Randall, 1840) y *P. argus* (Latreille, 1804) (Gracia y Kensler 1980). *Panulirus inflatus* (Bouvier, 1895) y *P. gracilis* Streets, 1871, contribuyen en menor proporción y sus índices de explotación son muy variables. *Panulirus inflatus* es éndemica de las costas mexicanas del Pacífico y se localiza desde Isla Margarita (Bahía Magdalena) en la costa suroccidental de la península de Baja California, incluyendo ambas costas del litoral del Golfo de California, hasta la región de Puerto Angel, en el Golfo de Tehuantepec, Oaxaca (Holthuis y Villalobos 1961). *Panulirus gracilis* se encuentra desde Bahía Magdalena, Baja California Sur, y desde Isla de San Esteban y Bahía Kino, en el Golfo de California, hasta Perú (Chapa 1964). En el sur de el estado de Sinaloa, la captura de la langosta la llevan a cabo tres sociedades cooperativas, con una producción anual que oscila entre las 31 y 48 toneladas (Anónimo 1983–1987). Hasla 1984, Sinaloa poseía el segundo lugar en la producción de *P. inflatus* y *P. gracilis* en México. A partir de ese año fue siendo desplazado por otros estados (e.g., Jalisco, Michoacán y Oaxaca) donde el esfuerzo pesquero aumentó considerablemente (Pérez-González et al. en prensa).

El propósito de este trabajo es el de presentar información sobre la distribución de tallas en las capturas de langostas *P. inflatus* y *P. gracilis* explotadas en el sur de Sinaloa, México, obtenida en el primer semestre de 1989 (proyecto financiado por DGICSA-SEP y CGIP-UAS), y discutir el comportamiento de las capturas con respecto al esfuerzo pesquero durante la temporada 1983–1984.

AREA DE ESTUDIO

La zona de estudio se encuentra ubicada en la llanura costera del estado de Sinaloa y está comprendida entre los 23°10′ y 23°48′ N y los 106°24′ y 106°54′ W (Fig. 1). En el norte, el clima es árido, con régimen de lluvias en verano (precipitación promedio de 502.8 mm) y una temperatura media anual de 27°C. El sur presenta un clima cálido subhúmedo, también con un régimen de lluvias en verano (precipitación promedio de 800.3 mm) y con una temperatura media anual de 28°C (García 1973). Durante los meses de septiembre y octubre, el área se ve afectada por perturbaciones atmosféricas importantes (tormentas y huracanes) que se forman en el Pacífico nororiental (Anónimo 1974). Entre la bahía de Mazatlán y las barras de Piaxtla, el litoral presenta diversos accidentes geográficos (puntas, bahías pequeñas y cerros) que favorecen la presencia de poblaciones importantes de *Panulirus inflatus* (sustrato rocoso) y de *P. gracilis* (sustrato arenoso) (Gracia y Kensler 1980).

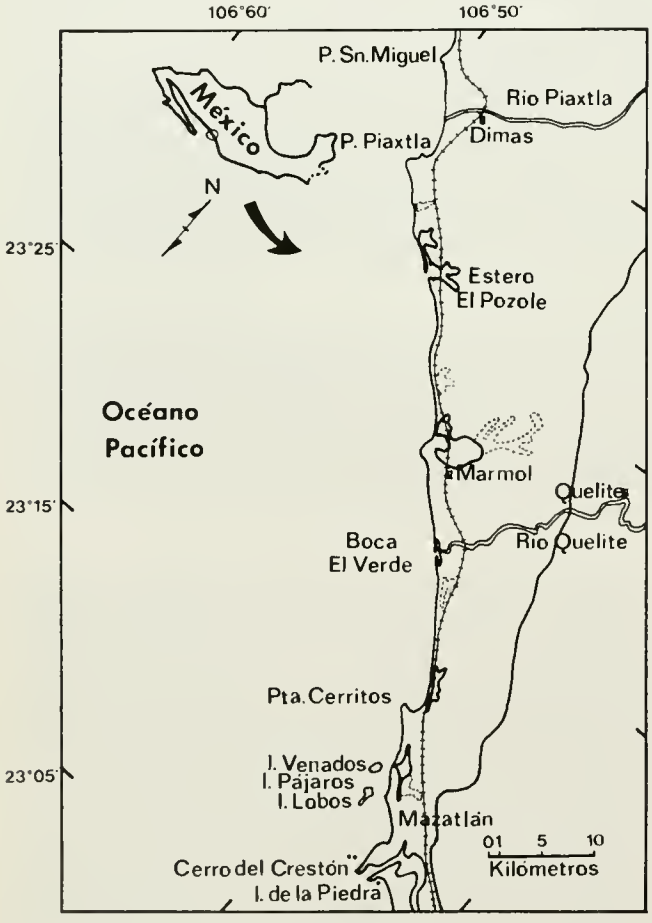


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio en Sinaloa, México.

METODOLOGIA

En enero se efectuó un reconocimiento del área de estudio. Se establecieron 4 estaciones de muestreo en la bahía de Mazatlán para la obtención de los parámetros hidrológicos (Fig. 2). Los muestreos se hicieron cada quince días en superficie y en fondo. Los parámetros registrados fueron temperatura (termómetro de cubeta; ±0.1°C), salinidad (salinómetro de inducción; ±0.0003‰) y profundidad (±0.5 m).

Muestreos de las capturas comerciales de la cooperativa "Eva Sámano de López Mateos" se hicieron de tres a cuatro veces por semana. Durante la época de veda (1 de junio–15 de septiembre) se disminuyó el esfuerzo de pesca, pero los datos se obtuvieron en el mismo sitio. Las artes de pesca consistieron en trampas de madera tipo californiana y chinchorros de nylon o de seda, con una longitud de 50 a 120 m, una caída de 2.0 a 2.6 m y una abertura de malla de 4 a 6 pulgadas.

La distribución de tallas del recurso se llevó a cabo con los muestreos realizados de enero a junio de 1989. Los parámetros medidos fueron: la longitud total (LT) tomado desde el margen anterior, entre las espinas rostrales, hasta el extremo del telson (±0.1 cm); la longitud cefalotórax (LC), tomada desde el margen anterior, entre las espinas rostrales, hasta el margen posterior del caparazón cefalotorácico (±0.1 mm); el peso total (PT), obtenido con una balanza granataria (±10 g). Para cada una de los parámetros se obtuvo un máximo, mínimo, media y desviación estandar. Para determinar la moda y observar el comportamiento y las tallas dominantes de las capturas, se realizaron histogramas mensuales de la LC sin separar sexos ni especies.

En la temporada 1983–84, se obtuvieron datos de captura, esfuerzo pesquero y captura por unidad de esfuerzo. En cada muestreo, se obtuvo la captura total C (kg) de la cooperativa. Estos datos se integraron para obtener la captura por mes. La unidad de esfuerzo pesquero f fue el número de lanchas que operaban por muestreo/mes. Eso se justifica por el hecho que cada embarcación mantiene más o menos constante su número de trabajadores y de artes de pesca a través de la temporada. La captura por unidad de esfuerzo U fue igual a C/f y fue considerada como el índice de abundancia del recurso.

RESULTADOS Y DISCUSION

Parámetros Hidrológicos

La temperatura y la salinidad presentaron un comportamiento semejante para las cuatro estaciones ubicadas en la bahía de Mazatlán, tanto en la superficie como en el fondo (Tabla I). La temperatura del agua se incrementó gradualmente entre febrero (15.9°C en la superficie y 16.2°C en el fondo) y junio (29.4°C en la superficie y 27.9°C en el fondo), con una diferencia entre la superficie y el fondo siempre menor a 1.0°C en febrero y a principios de marzo; posteriormente, se observó una diferencia de entre 1.0° y 4.8°C.

La salinidad casi no presentó variación ni en la superficie ni en el fondo (Tabla 1), con valores promedio entre 34.5 y 35.5‰, mínimos de 34.4‰ tanto en la superficie (febrero–marzo) como en el fondo (abril) y máximos de 36.9‰ en la superficie (abril) y de 37.0 en el fondo (mayo). Al igual que lo observaron Flores-Campaña et al. (1990), estos últimos valores coinciden con el aumento de la temperatura y la baja precipitación pluvial que conllevan a una evaporación elevada.

Distribución por Tallas de la Captura

La distribución por tallas (LC) de la captura mensual (Fig. 3) permite apreciar que el intervalo de talla de los organismos

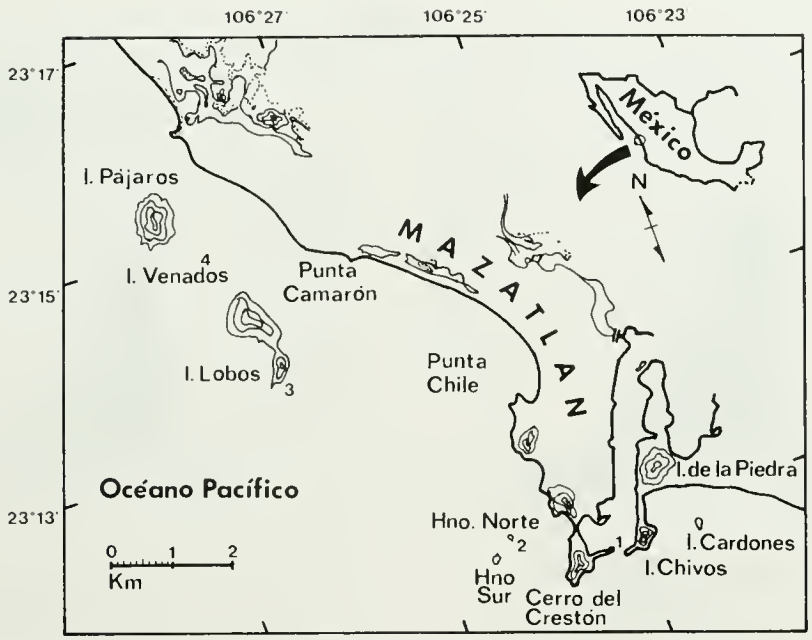


Figura 2. Ubicación de las estaciones de muestreo para la obtención de los parámetros hidrológicos en la bahía de Mazatlán.

TABLA 1. Temperatura y salinidad promedio en superficie y del fondo, y profundidad promedio durante los muestreos quincenales (febrero a junio de 1989) en la bahía de Mazatlán.

Fecha	Profundidad promedio (m)	Temperatura promedio (°C)		Salinidad promedio (ppm)	
		Superficie	Fondo	Superficie	Fondo
Feb 10	13.0	16.2	16.6	34.69	34.83
Feb 22	12.5	18.8	18.5	34.75	34.49
Mar 07	13.6	22.3	21.5	34.62	34.55
Mar 22	13.2	23.2	21.0	35.15	34.74
Abr 06	13.6	21.9	19.4	35.27	34.65
Abr 19	13.3	24.0	19.7	34.79	34.74
May 12	9.5	25.9	24.0	35.01	35.50
May 30	14.0	26.5	24.0	34.89	34.85
Jun 13	13.8	29.0	24.2	35.03	34.65
Jun 20	15.0	28.5	27.5	34.90	34.74

analizados fue de 5.5 a 12.5 cm, encontrándose la mayoría entre los 7.0 y 9.0 cm. La moda se localizó entre 7.5 y 8.0 cm en enero y mayo; en 7.5 cm en febrero, marzo y abril; y en 7.0 en junio. En las muestras los ejemplares de tallas pequeñas (<7.0 cm) y grandes (>9.5 cm) fueron muy escasos, los primeros porque los pescadores los regresan al mar y los segundos debido a que son pocos los que alcanzan estas tallas y/o a que estos habitan a profundidades mayores, fuera del límite de pesca (Weinborn 1977). El número mayor de organismos menores a 7.0 cm observado en junio se debe a que durante este mes el muestreo se hizo directamente sobre la población natural (época de veda).

El ejemplar de mayor tamaño (LC, 11.4 cm; PT, 1400 g) fue capturado en enero y el más pequeño (LC, 5.5 cm; PT, 120 g) en junio (Tabla 2). Las medias y las modas de LC siempre fueron menores que la talla mínima legal de captura (LC, 8.2 cm). Esto se debe a que la reglamentación de pesca para las langostas de esta zona es la misma que rige para *P. interruptus*, especie que alcanza tallas más grandes. Por consiguiente, las medias y modas de la población son mayores o iguales que la talla mínima de captura permitida. Cabe señalar que se consideró la captura de ambas especies juntas, debido a que estas presentan tallas similares y que no existe distinción entre éstas en los registros de captura de la cooperativa. Además, la reglamentación que rige sobre este recurso

TABLA 2. Valores máximos, mínimos, medias, desviaciones estandar y coeficientes de variación por mes de la longitud total (LT en cm), longitud del cefalotórax (LC en cm) y del peso total (PT en g) de *Panulirus* spp. Muestreos de la bahía de Mazatlán a Barras de Piaxtla.

Mes	Máximo	Mínimo	Media	Desviación estandar	Coeficiente de variación
Enero					
LT	30.0	17.0	22.1	2.28	0.103
LC	11.4	6.5	8.1	0.91	0.112
PT	1400.0	270.0	458.0	149.00	0.325
Febrero					
LT	29.2	14.0	21.3	1.89	0.089
LC	11.0	6.5	7.9	0.82	0.104
PT	1100.0	250.0	419.0	119.00	0.284
Marzo					
LT	29.0	10.4	21.3	2.15	0.101
LC	11.9	5.5	7.8	0.91	0.117
PT	1150.0	170.0	422.0	137.00	0.325
Abril					
LT	29.0	15.5	21.5	2.08	0.097
LC	11.5	5.9	8.0	0.88	0.110
PT	1060.0	187.0	432.0	136.00	0.315
Mayo					
LT	29.4	16.5	21.4	2.30	0.108
LC	12.4	6.2	8.0	1.00	0.125
PT	1150.0	200.0	441.0	154.00	0.349
Junio					
LT	30.0	16.0	21.1	2.73	0.129
LC	11.0	5.5	7.2	1.00	0.139
PT	1000.0	120.0	827.1	150.32	0.478

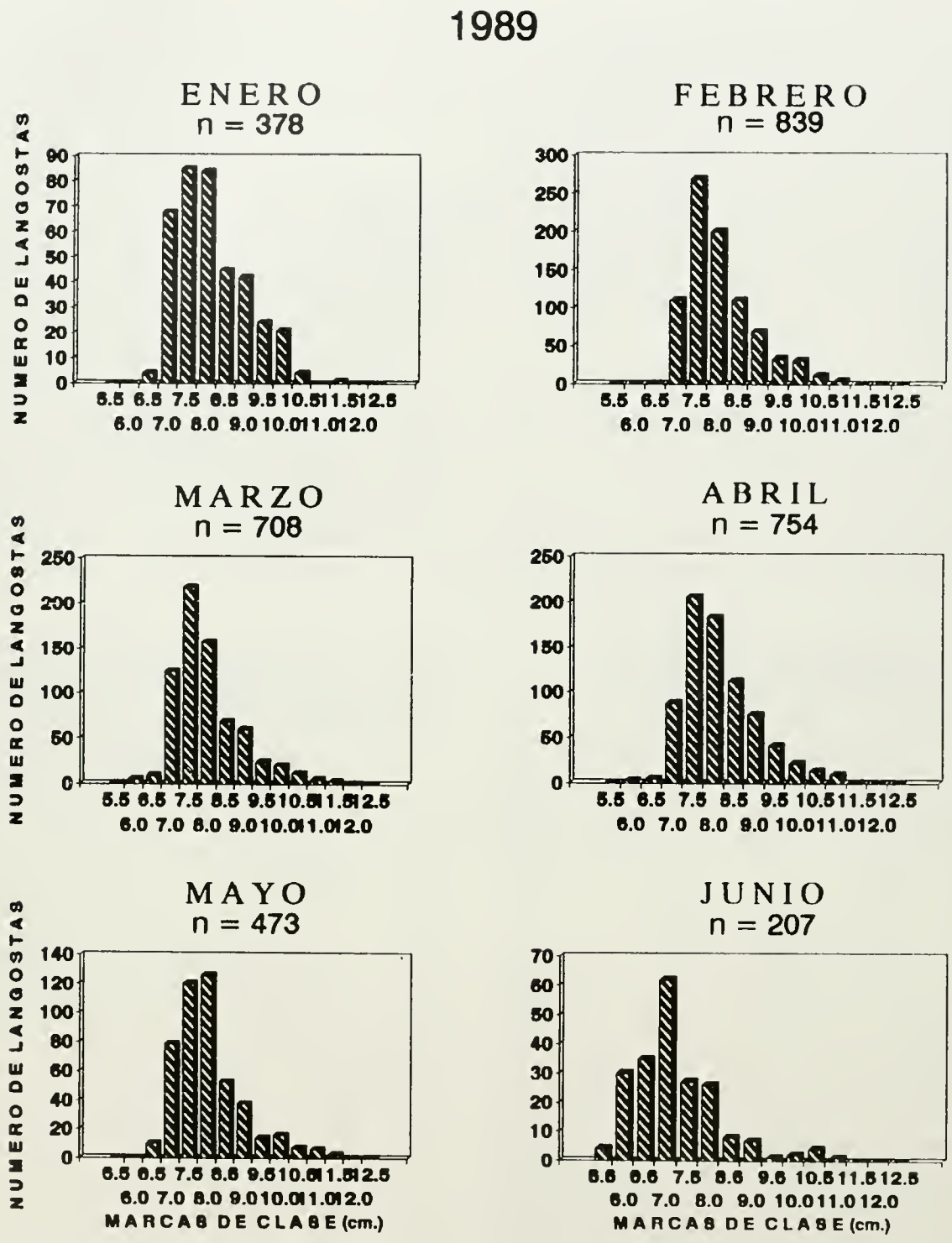


Figura 3. Distribución por longitud del cefalotórax (cm) de las muestras de *Panulirus* de enero a junio de 1989.

es la misma para las dos especies. Briones et al. (1981) y Pérez-González (1986) señalan que la talla mínima de captura de 8.2 cm es excesiva para *P. inflatus* y *P. gracilis* y proponen 7.5 cm de LC como una talla mínima de captura más recomendable, pues con esta talla se aprovecharía el 50% de ambas poblaciones, protegiéndose más del 50% de hembras maduras.

Análisis de Captura, Esfuerzo Pesquero y Captura por Unidad de Esfuerzo

Para la temporada 1983–84, se analizaron la captura (C), el esfuerzo pesquero (f) y la captura por unidad de esfuerzo (U) obtenidos cada mes por la cooperativa. Las capturas se comportan

en proporción al esfuerzo pesquero ejercido, excepto en enero y febrero donde se tiene un esfuerzo alto y bajas capturas. Se observa también que la abundancia del recurso no es constante durante el año, sino que presenta fluctuaciones con un máximo en marzo y un mínimo en los meses de mayo a septiembre (Fig. 4). Este último período corresponde a la época de veda, cuando la captura obtenida era solamente de uno o dos pescadores en cada muestreo. Esta limitante podría tener una incidencia negativa en la representatividad de las capturas, como también las lluvias, tormentas o huracanes que predominan en esta época aumentando los riesgos y reduciendo la eficiencia en las operaciones de pesca. Posiblemente la causa de que las capturas coincidan con el esfuerzo pesquero, sea el hecho de que los pescadores aumentan el esfuerzo en caso de obtener buenos resultados y viceversa. Sin embargo, por experiencia de los pescadores y observaciones propias, se puede señalar que, durante la temporada de pesca, las capturas más altas se obtienen cuando el agua está turbia. Esto se presenta después de períodos de mal tiempo y tormentas, las cuales sin ser tan intensas como las que ocurren en la temporada de veda, originan marejadas por varios días que producen un aumento en la actividad de las langostas o su movimiento hacia la costa (Dawson e Idyll 1951). En estos días es cuando se emplea un esfuerzo mayor, sabiendo que se obtendrán resultados satisfactorios. En cambio, durante los períodos de calma, las capturas son notablemente menores, por lo que los pescadores disminuyen el esfuerzo hasta que se vuelve a presentar mal tiempo. Esta situación es interesante. El aumento del esfuerzo y de la captura coinciden cuando el agua está turbia y se observa una disminución durante períodos de calma. Eso podría atribuirse a variaciones en la disponibilidad del recurso debido al comportamiento de la langosta, más que al mismo aumento o disminución del esfuerzo.

Por otro lado, en la bahía de Mazatlán, cada temporada de pesca se presenta un aumento considerable en la captura en el invierno. En este caso se presentó un comportamiento similar, con la diferencia que ocurrió desde fines del otoño (noviembre) y que durante enero y febrero hubo una disminución (Fig. 4). Este incremento que se observa durante esta época, posiblemente se deba a una arribazón de langostas durante este período, tal como lo indican Dawson e Idyll (1951) para *P. argus* en las costas de Cuba, Belice, Bahamas y Florida o Weinborn (1977) y Briones et al. (1981) para *P. gracilis* en el estado de Guerrero, en el sur de las costas mexicanas del Pacífico.

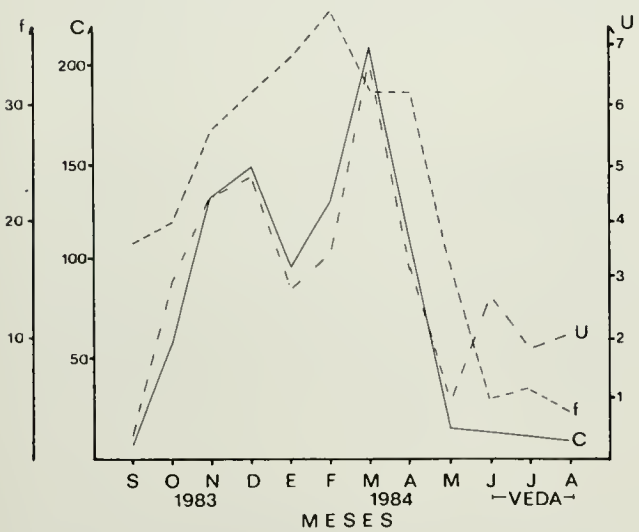


Figura 4. Captura (*C*) en kg, esfuerzo pesquero (*f*) en número de lanchas por muestreo/mes y captura por unidad de esfuerzo (*U*) obtenidos durante la temporada de pesca 1938–1984 en la bahía de Mazatlán.

La langosta representa un recurso sumamente valioso en las costas de la región, sobre todo considerando que su explotación no está completamente desarrollada. La escasez de estudios biológico-pesqueros de *P. inflatus* y *P. gracilis* y la necesidad de realizar una revisión de la reglamentación que rige para estas especies, manifiesta que nos encontramos en el momento indicado para continuar con este tipo de estudios que permitan un adecuado manejo del recurso.

LITERATURA CITADA

Anónimo. 1974. Estudio geográfico de la región de Mazatlán, Sinaloa. Dirección General de Oceanografía y Señalamientos Marítimos, Secretaría de Marina, México, D.F., México.

Anónimo. 1983–1987. Anuarios Estadísticos de Pesca. Dirección General de Informática, Estadística y Documentación. Secretaría de Pesca, México, D.F., México.

Briones, P., E. Lozano, A. Martínez-Guerrero, y A. S. Cortés. 1981. Aspectos generales de la biología y pesca de las langostas en Zihuatanejo, Gro., México (Crustacea: Palinuridae). Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 8:70–102.

Chapa, H. 1964. Contribución al conocimiento de las langostas del Pacífico mexicano y sus pesquerías. Instituto Nacional de Investigaciones Biológicas y Pesqueras, Secretaría de Industria y Comercio 6:1–68.

Dawson, C. E. Jr., y C. P. Idyll. 1951. Investigations on the Florida spiny lobster, *Panulirus argus* (Latreille). Florida State Board of Conservation, Technical Series 2:1–39.

Flores-Campaña, L. M., R. Pérez-González, y A. Núñez-Pastén. 1990. Biología y pesquería de las langostas *Panulirus inflatus* y *P. gracilis* en las costas de Mazatlán y Barras de Piaxtla, Sinaloa, México. Informe Técnico Anual (1989). Dirección General de Investigación Científica y Superación Académica, Secretaría de Educación Pública. Convenio No. C89–01–0274.

García, E. 1973. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koppen (adaptación a condiciones de la República Mexicana). Instituto de Geografía de la Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

Gracia, A., y C. B. Kensler. 1980. Las langostas de México: Su biología y pesquería. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 7:111–127.

Holthuis, L. B., y A. Villalobos. 1961. *Panulirus gracilis* Streets y *Panulirus inflatus* (Bouvier), dos especies de langostas (Crustacea, Decapoda) de la costa del Pacífico de América. Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México 82:251–276.

Pérez-González, R. 1986. Aspectos generales de la biología y la pesquería de las langostas *Panulirus inflatus* y *P. gracilis* en la bahía de Mazatlán, Sinaloa, México. Tesis profesional, E.N.E.P.-Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

Pérez-González, R., L. M. Flores-Campaña, y A. Núñez-Pastén. En prensa. Situación actual del conocimiento bjológico-pesquero de las langostas *Panulirus inflatus* (Bouvier) y *P. gracilis* Streets en Sinaloa. Revista Inter, Universidad Autónoma de Sinaloa, México.

Weinborn, J. A. 1977. Estudio preliminar de la biología, ecología y semicultivo de los palinúridos de Zihuatanejo, Gro., México. *Panulirus gracilis* y *P. inflatus* (Bouvier). Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 4:27–77.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 16 1 November 1992

Biotic Cognates of Eastern Boundary Conditions in the Pacific and Atlantic: Relicts of Tethys and Climatic Change

William A. Newman

Scripps Institution of Oceanography, La Jolla, California 92093-0202, U.S.A.

ABSTRACT.—There are some cognates among the barnacles, crabs, mollusks, and red algae of the East Pacific and East Atlantic (EP/EA) that are not represented in the intervening tropical regions (West Atlantic/Caribbean/Gulf of Mexico and the Indo-West Pacific). This disjunction cannot be readily explained by recent dispersal around the tropics because of the land barriers and vast distances that intervene. On the other hand, it can be explained by the hypothesis that the taxa are relicts of a once continuous distribution disrupted by the break-up of Tethys, compression and warming of the tropical belt concomitant with cooling at higher latitudes, and the maintenance of relatively cool eastern boundary conditions in the tropics since at least the Miocene. Instructively, one of the cognates of this longitudinal disjunction also displays a latitudinal, paramphitropical disjunction in the eastern Pacific[1], another aspect of the numerous relicts of Tethys.

RESUMEN.—Hay varios cognados entre percepes, cangrejos, molúscos, y algas rojas del este del Océano Pacífico y del Océano Atlántico que no estan representatdos en las regiones tropicales (Oeste del Atlántico/Caribe/Golfo de México y el oeste del Indo-Pacífico). Esta disjunción no es fácilmente explicada por las despersión reciente alrededor de los tropicos, dado las barreras terrestres, y distancias extensas que intervienen. De otra manera, se puede explicar por la hipótesis que estos grupos taxonómicos son reliquias de lo que anteriormente fue una distribución continua interrumpida por el quebrantamiento de Tethys, compresión y calientamiento de la faja tropical concomitante con enfriamientos a latitudes mas altas, y el mantenimiento de condiciones relativamente templadas del lindero este en los tropicos cuando menos desde el Mioceno. Instructivamente, uno de los cognados de esta disjunción longitudinal, tambien manifiesta una disjunción latitudinal paramfitropical en el este del Océano Pacífico[2], otro aspecto de las numerosas reliquias de Tethys.

INTRODUCTION

The purpose of this paper is to identify some crustaceans having an East Pacific/East Atlantic (EP/EA) distribution pattern. This longitudinal disjunction was, I believe, first noted in marine forms by Darwin (1851), in two species of *Pollicipes* (Newman and Killingley 1985), and it has since been noted in other crustaceans (e.g. ,Hedgpeth 1957, Garth 1968), red algae (van den Hoek 1984), and mollusks (Vermeij 1986). Therefore, it is apparently of general biogeographical significance, and its origin needs to be explored.

There are three hypotheses that might explain how this distribution pattern came into being: (1) chance dispersal across intervening land and sea barriers at low latitudes, (2) dispersal at high latitude around intervening barriers (Fig. 1A), or (3) the breakup of Tethys disrupting an originally continuous distribution followed by the extinction of West Atlantic and Indo-West Pacific populations (Fig. 1B, C).

The first hypothesis, chance dispersal (see Carlquist 1981) across the American land bridge and waters intervening between it and the East Atlantic, or vice versa, via birds, storms, or the like, seems out of the question because the organisms involved apparently lack the kinds of propagules required. And the second hypothesis, dispersal via high latitudes (mainly via the north polar sea, e.g., Carvacho 1989, Wicksten 1989), can be largely ruled out because of the subtropical/tropical nature of the organisms in question. Thus we are left with the third hypothesis, disruption of the Tethys sea and subsequent extinction, leaving relicts.

Two types of Tethyan relict distributions that apparently led to EP/EA disjunctions may be considered. They are subsets of the same phenomenon: a once broad Tethyan tropical distribution that experienced extinction in the deep tropics except under eastern boundary conditions (Fig. 1B, C).

That the EP/EA disjunction is a relict pattern (Fig. 2A) is enhanced by two corollaries. One involves forms now living only in the East Pacific but having a fossil record in the both the East and West Atlantic; that is, an EP/EA pattern except that the EA as well as the WA portions went extinct (Fig. 2B). The second corollary is

[1]The term "paramphitropical" identifies a distributional pattern noted by Ekman (1953) in which transtropical species or higher taxa display preferences (relative abundance, condition, and/or emergence) for the extremes rather than the center of their latitudinal range (Newman and Foster 1987).

[2]El término "paramfitropical" se refiere a un modelo distribucional notado por Ekman (1953) en el cual especies transtropicales, o grupos taxonómicos superiores, muestran preferencia (abundancia relativa, condición, y/o emergencia) hacia los extremos en vez del centro de su alcance latitudinal (Newman y Foster 1987).

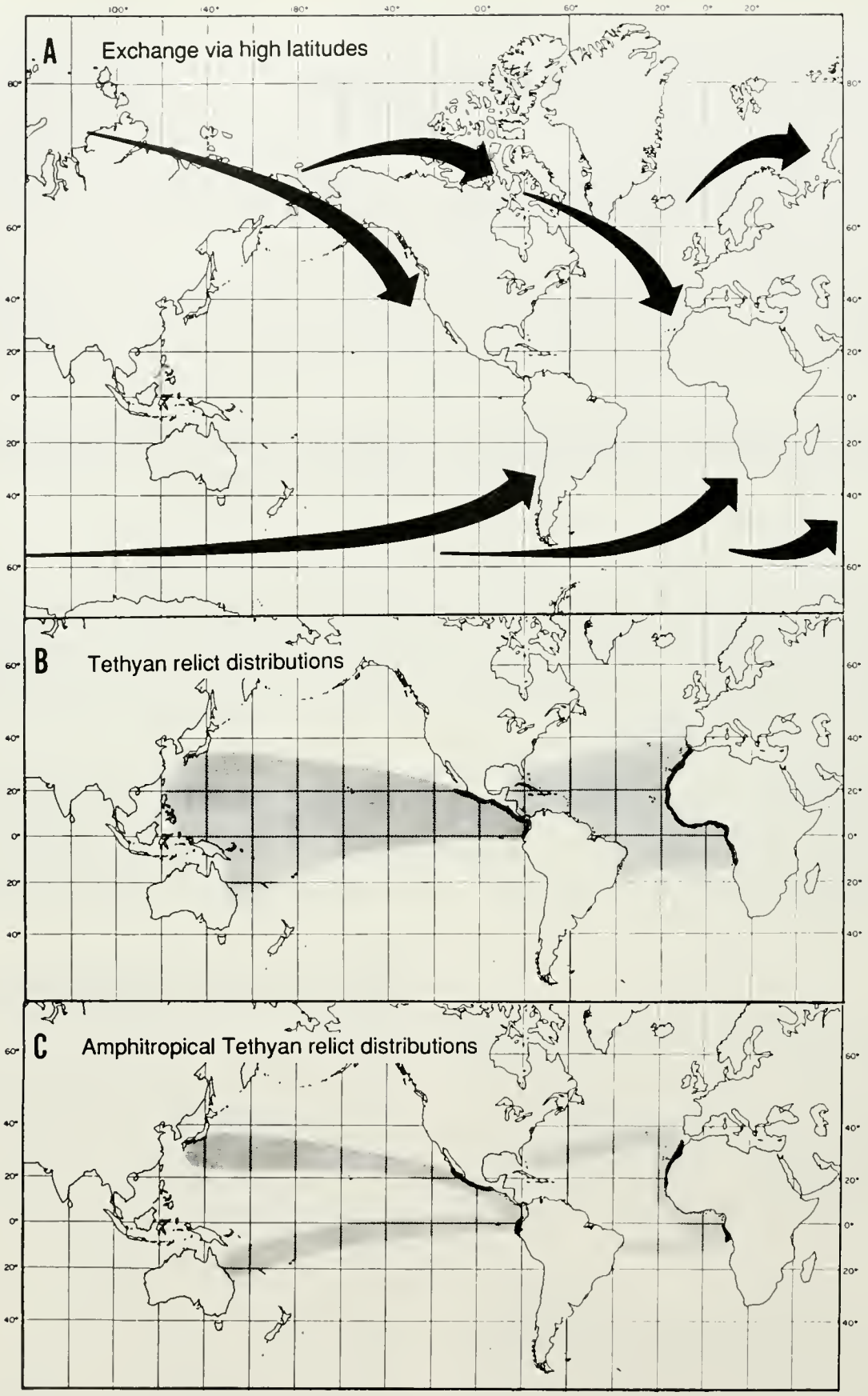


Figure 1. Dispersal routes and Tethyan distributions that might account for the occurrence of East Pacific/East Atlantic cognates. (A) Dispersal of a species group at high latitudes, either along shores and across polar seas in the northern hemisphere (upper arrows) or coast and island hopping via the west wind drift in the southern hemisphere (lower arrows). (B) Creation of relicts by longitudinal disruption; the Tethyan distribution of a species group becomes disjunct, follwed by extinction in stippled portions, leaving East Pacific/East Atlantic cognates (black). (C) Creation of relicts by latitudinal disruption; process B combined with extinction near the equator, leaving paramphitropical or amphitropical cognates (black).

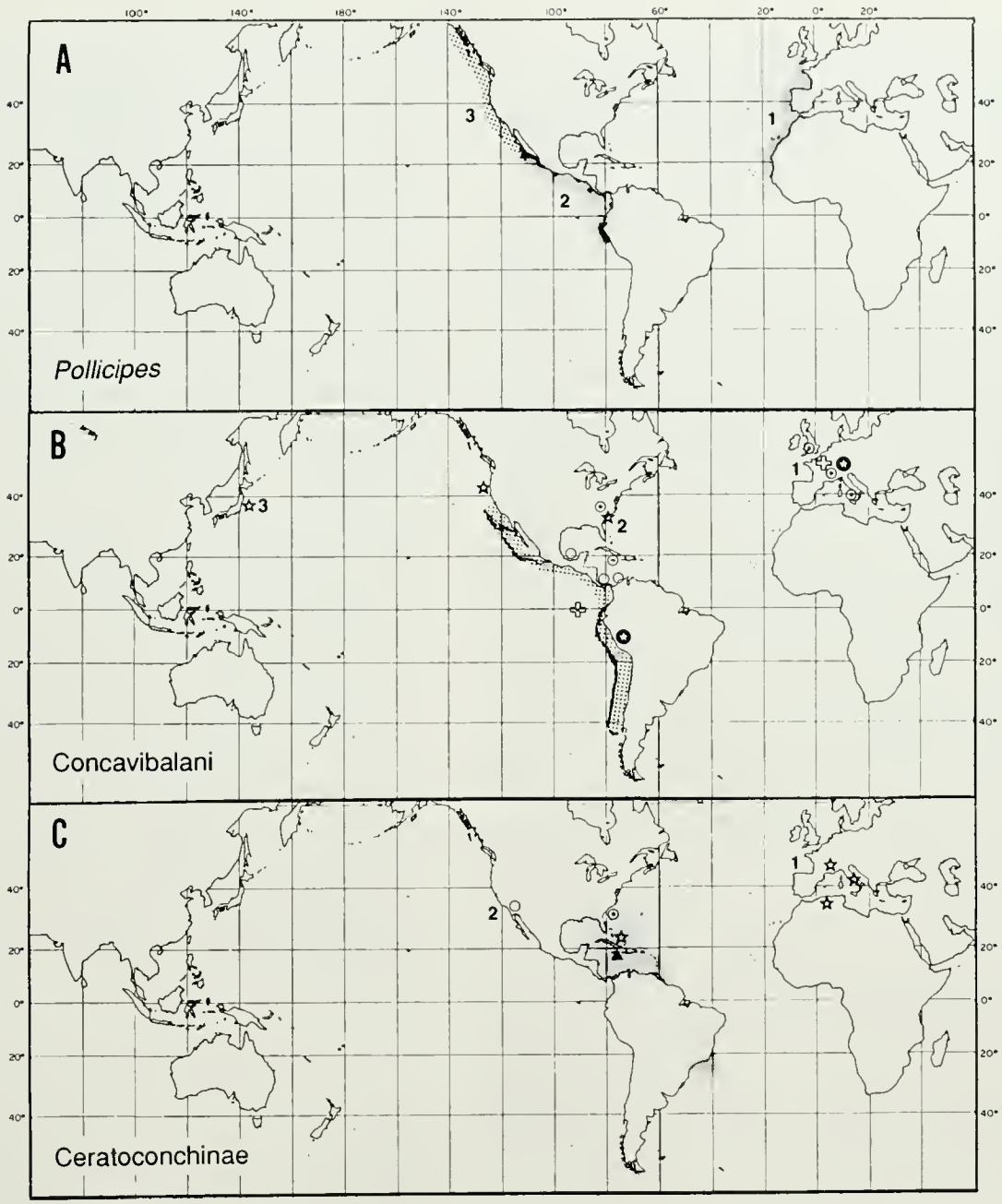


Figure 2. Examples of Tethyan relict distributions among the barnacles: (A) The East Pacific/East Atlantic distribution of the intertidal scalpellomorph *Pollicipes*; 1, *P. pollicipes*; 2, *P. elegans*; 3, *P. polymerus* (modified from Newman and Killingley 1985). Species 1 and 2 are the more closely related of the three cognates (Darwin 1854, Newman and Killingley 1985, Newman 1987). The former fails to enter the tropics, whereas the latter, being most abundant at the extremes of its range, is paramphitropical (Newman and Foster 1987). (B) A direct corollary: distribution of the once Tethyan Concavibalani (modified from Newman 1979 with additions from Yamaguchi 1982, Zullo 1986, and Zullo, personal communication). The four extant species (stippled) are endemic to the EP, the northernmost two and the southernmost one apparently display low-latitude submergence (dark lines on stippling), while the tropical species remains continually submerged. Numerals 1, 2, and 3 indicate Northeast Atlantic, Caribbean/West Atlantic, and Northwest Pacific fossil distributions, respectively (see below for ages indicated by symbols). (C) A reciprocal corollary: distribution of the once Tethyan barnacle subfamily Ceratoconchinae, an obligate of coral [modified from Ross and Newman (1973) with additions from Newman and Ladd (1974) and Young 1989)], displaying the reciprocal of the East Pacific/East Atlantic pattern. Extant members include a few species in the western Atlantic (stippled; the actual extent of the disjunction between northern and southern populations, presumably in good part a result of the discharge of the Amazon, is unknown); numerals 1 and 2 indicate East Atlantic and East Pacific fossil distributions, respectively. The black diamond in the Caribbean indicates the closest known archaeobalanine Mio–Pliocene ancestor of the Ceratoconchinae, *Eoceratoconcha* (cf. Zullo and Portell 1991). Symbols designate other fossil records: starred dot, Oligocene; star, Miocene; circled dot, Mio–Pliocene; open circle, Pliocene; cross, exact age unknown, but probably Tertiary in the Galapagos (Zullo, personal communication).

the reciprocal pattern, namely, extinction in the EP/EA and survival in the WA (Fig. 2C). But before a discussion of some crustaceans having EP/EA distributions, or their corollaries, a brief review of climatic change and the development of worldwide barriers to tropical latitudinal and longitudinal dispersal is in order.

LATITUDINAL CLIMATIC ZONES

Most of the mid- to high-latitude shallow-water marine biota of the earth is presently adapted to relatively narrow climatic zones in the northern and southern hemispheres along latitudinal gradients separated by the generally broad expanse of the tropics (Dolan et al. 1972). These zones (polar through temperate) are characterized by water masses and the organisms inhabiting them, whether along the shore or in the open ocean, and the term "belted" has been applied to long, narrow distributional patterns that occur in the plankton common to the latter (van der Spoel and Heyman 1983). Following the end of the Mesozoic, strongly developed climatic zones in the open ocean did not become evident until the end of the Paleogene (Kennett 1982).

One would expect the biotas of comparable climatic zones of the northern and southern hemispheres to be physiologically similarly adapted, though, considering their spatial separation and without knowing the historical aspects of the situation, one might not expect the organisms to be genetically closely related. However, such is the case. Darwin (1859), aware of this phenomenon in both terrestrial and marine organisms, explained it by migration across the tropics during the Pleistocene, an explanation that for some forms is probably true. But Murray (1896) apparently did not find this hypothesis so easy to accept, for he noted that "if . . . the marine faunas towards either pole are genetically more closely related to each other than to any intervening fauna, then we are face to face with one of the most remarkable facts in the distribution of organisms on the surface of the globe."

Since Darwin and Murray, the fact of amphitropical distributions has been corroborated many times; there are numerous species and higher taxa not represented in the tropics but on either side. Various terms have been loosely defined to identify the latitudinal extent of the pattern (Ekman 1953, Hedgpeth 1957, Randall 1981), and "amphitropical," on both sides or around the tropics, is used here to identify those species or other taxa that are apparently derived from tropical forms. Many amphitropical forms are to be found among the "belted" oceanic distributions of van der Spoel and Heyman (1983), and many of these distributions apparently evolved in shallow water in the Neogene (Valentine 1984, White 1986, Newman and Foster 1987).

TROPICAL PROVINCIALISM

At the same time the present latitudinal climatic zones and their biotas were becoming established, longitudinal physical barriers were dividing the circumtropical Tethys Sea. The breakup of Tethys, resulting in contemporary tropical provincialism (Ekman 1953), involved isolation of the Atlantic from the Indo-West Pacific (the Mediterranean from the Red Sea) by the land bridge at Suez in the Mio–Pliocene and the virtually complete isolation of the tropical East Pacific from the tropical Atlantic and Caribbean by the Panamic land bridge in the Plio–Pleistocene (Ekman 1953, Por 1978, Rosenblatt and Waples 1986).

The Panamic closure cut off the flow of tropical waters to the Pacific from the east (Kennett et al. 1985). However, at the same time that the temperature difference between the tropics and the poles was increasing (Shackleton 1984), oceanic circulation strengthened. Increased current velocities caused cooling by shoaling of the thermocline, more vigorous upwelling (Kennett et al. 1985), and, concomitantly, higher productivity (Vermeij 1986). While coral reefs as such for the most part went extinct in the East Pacific, the region retained a residue of tropical species it had previously shared primarily with the Atlantic and Caribbean (Darwin 1859, Ekman 1953, Rosenblatt and Waples 1986, Vermeij 1986). In addition, the closure at Suez and the development of the sill between Gibraltar and Africa was followed by a so-called "Messinian salinity crisis" in which the Mediterranean dried up on a number of occasions, at the expense of most if not all of its marine biota (Por 1978, Kennett 1982). Coral reefs were also disappearing from the East Atlantic during this period (Newell 1971, Esteban 1979) and, as Vermeij (1986) noted, upwelling is common along the coast of West Africa today. Thus, because the last refilling of the Mediterranean came from the East Atlantic, the Mediterranean's biota is predominantly temperate rather than tropical in character, in spite of the subtropical climate found there (Ekman 1953). As would be predicted on climatic grounds, when communication with the Indo-Pacific was reestablished by the opening of the Suez Canal, immigration was primarily from east to west, from the Red Sea into the Mediterranean (Por 1978).

The East Pacific is presently completely isolated by the Americas to the east and partially by the islandless expanse of ocean, the so-called East Pacific Barrier, to the west (Darwin 1859, Ekman 1953). Although some immigration from the west has been going on since the Pleistocene (Dana 1975, Rosenblatt and Waples 1986, Richmond 1987, Emerson 1989), as one might expect biotic similarities with the Caribbean are far greater than with the Indo-Pacific.

The longitudinal temperature gradient, from west to east in both the Pacific and Atlantic, steepens dramatically when eastern boundary conditions are met (Stehli and Wells 1971, Kennett et al. 1985). Thus, the East Pacific and the East Atlantic are climatically similar in being influenced by the cold upwelling typical of eastern boundary conditions. Yet, the two regions are presently separated by the width of the Atlantic Ocean as well as the land barrier formed by the Americas, and there would seem to be no obvious reason to expect cognate elements in their biotas, any more than one might have expected cognates on either side of the tropics. But the EP/EA do share some cognates, and the nature of this aspect of tropical provincialism is explored below.

EAST PACIFIC/EAST ATLANTIC COGNATES AMONG CRUSTACEA

Hedgpeth (1957, fig. 12) noted latitudinal and longitudinal disjunctions that include some EP/EA cognates, and some of the examples given occur at latitudes sufficiently high to fall under the second hypothesis discussed above. Others, having strong representation in the southern hemisphere, apparently achieved wider distributions there by way of the West Wind Drift. How such patterns became established is interesting (see Newman and Foster 1987 for review), but, as with the crustacean examples cited by Vermeij (1986), there is no fossil record of them and therefore they are not pursued further here.

Garth (1968) identified cognate species of certain xanthid crabs restricted to the tropical East Pacific and East Atlantic (Table 1). Noting that the marine climates of these two eastern boundary regions were similar, Garth postulated that the pattern was the result of extinction of the crabs in the West Atlantic and Indo-West Pacific. Unfortunately, as Garth noted, representatives of these genera have not turned up as fossils during recent studies in the tropical West Atlantic and Caribbean. Nonetheless, a parsimonious explanation for the present disjunction is that, like *Pollicipes*, they are relicts of a once broader distribution in the tropical belt and now survive only in its cooler portions.

Darwin (1851) noted that the stalked barnacle *Pollicipes*

TABLE 1. Eastern Pacific/Eastern Atlantic cognate species among the xanthid crabs (from Garth 1968; modified by Garth in litt.).

Eastern Pacific	Eastern Atlantic
1. *Epixanthus tenuidactylus* (Lockington, 1877)	*E. helleri* A. Milne Edwards, 1867 = ?*Xanthus (Xantho) dispar* Dana, 1852 (Brazil)
2. *Acidops fimbriatus* Stimpson, 1871	*A. cessaci* (A. Milne Edwards, 1878)
3. *Globopilumnus xanthusii* (Stimpson, 1860)	*G. stridulans* Monod, 1956
	G. africanus A. Milne Edwards, 1867
4. *Coralliope armstrongi* (Garth, 1948)	*C. parvulus* (A. Milne Edwards, 1869)
5. *Microcassiope xantusii* (Stimpson, 1871)	*M. minor* (Dana, 1852)

pollicipes of the East Atlantic is very closely related to *P. elegans* from the East Pacific, but he didn't query the situation. Later, attributing to Gunther the observation that numerous fishes on either side of the Isthmus of Panama are very closely related, Darwin (1859) pointed out that the isthmus is an important and apparently relatively recent barrier to dispersal between the two oceans. But the genus *Pollicipes* was not then well defined, and it was believed there were many living species of the genus about the world. Furthermore, the existence of an ancient Tethys Sea was unknown, and that tropical provincialism was a relatively recent phenomenon was not understood. In addition, much has been learned since about hydrographic changes of these regions, owing largely to the results from deep-sea drilling research. Thus, in Darwin's time it would have been exceeding difficult to analyze the situation surrounding *Pollicipes* and the EP/EA pattern.

It is now known that *Pollicipes*, cosmopolitan in warm equable seas of the late Mesozoic (Buckeridge 1983), is presently represented by only three species, all EP/EA Tethyan relicts (Newman and Killingley 1985; Fig. 2A). It is important to note that whereas *P. elegans* of the East Pacific is a paramphitropical species (Newman and Foster 1987), both *P. pollicipes* of the East Atlantic and *P. polymerus* of the Northeast Pacific avoid the tropics altogether (Fig. 2A). Thus, not only are the tropics in general apparently too warm for *Pollicipes*, but the tropical East Pacific is currently a little too warm for *P. elegans*. Yet there is apparently sufficient gene flow between the nearly disjunct northern and southern populations of *P. elegans* to prevent speciation.

It is important to note that the East Pacific periodically gets significantly warmer than the present long-term norm, as a result of El Niño events that occur on the order of a decade or so and may last for several years (Ramage 1986). El Niño involves strengthening of the equatorial countercurrent and, concomitantly, an influx of warmer tropical water and a rise in sea level that in turn depress the thermocline and reduce upwelling along the coasts of the East Pacific. During El Niño, some stenothermal organisms such as corals may be decimated (Glynn 1990) while others shift their range and/or are transported into higher latitudes (see Newman and McConnaughey 1988). It is noteworthy in this regard that a pronounced change in the distribution and abundance of the paramphitropical species *P. elegans* was noted by Kameya and Zeballos (1988) during El Niño of 1982–83.

AMPHITROPICAL DISTRIBUTIONS

There are a number of hypotheses concerning the origin of amphitropical distributions, and they have been recently reviewed (White 1986, Newman and Foster 1987). Only those related to extinction in the tropics relevant to the EP/EA pattern need to be mentioned here. Théel (1911), Newman (1986), and Briggs (1987) implicated biotic factors including competition and predation by newly appearing tropical forms as primarily responsible for development of amphitropical distributions. On the other hand, Ekman (1953), Valentine (1984), White (1986), and Newman and Foster (1987) looked to physical factors, including significant warming at low latitudes beginning in the Neogene, as responsible for exclusion of some elements of the biota from the deep tropics. However, both aspects seems to be involved since the former hypothesis is corroborated by the fact that peripheral isolates are often generalized or primitive in comparison to their tropical counterparts (Théel 1911, Newman 1986, Newman and Foster 1987). That they are primitive should not be surprising since Vermeij (1986) suggested that the tropical EP/EA are refugial regions. The paramphitropicals and amphitropicals are evidently a subset of such refugial tropical forms.

These two factors, biotic and physical, need not be mutually exclusive; to the contrary, from overall considerations it appears that they went hand in hand in the development of amphitropicality (Newman and Foster 1987) and EP/EA disjunctions. Although shifts in distribution and episodes of extinction of biotas commonly accompany climatic change, the maintenance of relatively cool eastern boundary conditions, in spite of warming of the tropics in general, seems likely the dominant factor in accounting for the survival of the shared elements of amphitropical as well as EP/EA cognates.

COROLLARIES

There are two types of corollaries, comparable and reciprocal, that can add to our understanding of the origin and nature of EP/EA disjunction:

A Comparable Corollary.—An example involves a group of relatively large, sessile barnacles, informally designated here as the "Concavibalani," extant in the East Pacific but with a fossil record, beginning in the Oligocene, in the East Atlantic, West Atlantic, and the Northwest Pacific (Newman 1979, 1982; Fig. 2B). The four extant species occur from the low intertidal to a depth of about 100 m from approximately 38°N to 42°S (Newman 1979, 1982; range extension for the southernmost species south to 42°S, J. C. Castilla pers. comm.). The northern two and the southernmost one undergo low-latitude submergence at the equatorial ends of their ranges, while the tropical species apparently remains near depths frequented by the thermocline (Dana 1975, Newman and Foster 1987).

The combined range for the two East Pacific species of *Pollicipes* is from 57°N to 13°S (Fig. 2A), not too dissimilar from that of the Concavibalani (Fig. 2B). Recall that the low-latitude species in the East Pacific, *P. elegans*, is paramphitropical while *P. polymerus* and the East Atlantic species *P. pollicipes* do not range south into tropical waters at all. In comparison then, whereas species of the predominantly intertidal *Pollicipes* avoid the tropics by dropping out, the Concavibalani avoid the warmer parts of their ranges by low-latitude submergence. For some reason, however, the Concavibalani were unable to persist in the East Atlantic, and, as far as we know, *P. pollicipes* was never paramphi- or amphitropical there. This last aspect is puzzling when it is noted

that there are amphitropical species among the mollusks in the East Atlantic (Gosliner 1987).

A Reciprocal Corollary.—If some organisms were driven to partial or full extinction in the deep tropics largely as a result of tropical warming in the Neogene, conceivably others would likewise have suffered under peripheral situations, such as modern eastern boundary conditions in the tropics, because these regions cooled during the same period. The only obvious example of this reciprocal corollary that I am aware of among the crustaceans involves the monotypic subfamily Ceratoconchinae, comprising sessile barnacles that are obligate commensals of reef corals presently restricted to the Caribbean and tropical West Atlantic, where they first appeared in the Miocene (Ross and Newman 1973; Fig. 2C). *Ceratoconcha* was widely distributed in the Mio–Pliocene, from the East Pacific (California) through the Caribbean to the East Atlantic (Europe and North Africa). It is especially noteworthy that *Ceratoconcha* extinctions were not limited to peripheral regions. The Caribbean Miocene was richer in species of *Ceratoconcha* than it is today (Ross and Newman 1973, Newman and Ladd 1974, Newman et al. 1976, Young 1989). The decline of the Ceratoconchinae in the West Atlantic was apparently a reflection of the decline of their host corals (Newell 1971, J. Wells pers. comm.), a decline also evident among the mollusks (Stanley 1986).

CONCLUSIONS

Eastern boundary conditions in the tropical Pacific and Atlantic differ climatically from most of the tropics in being latitudinally narrower and generally cooler, in experiencing seasonal upwelling and higher productivity and, at least in the East Pacific, experiencing El Niño at intervals of a decade or so. These conditions are unfavorable for many stenothermal tropical organisms, and coral reefs, for example, which suffer drastically from El Niño, are presently hardly developed there at all. Therefore, for reasons involving climatic change as well as barriers to dispersal, the biotas of the tropical EP/EA have their own distinctive characteristics. Perhaps surprisingly, these include sharing some closely related taxa, the EP/EA cognates, that do not have representatives in the intervening regions.

The EP/EA cognates evidently represent relicts of Tethys, surviving in the refugium afforded by these atypical tropical conditions peripheral to the deep tropics, after their closest tropical ancestors went extinct. Barnacle representatives of the EP/EA refugium are presently more prevalent in the East Pacific than in the East Atlantic, where there has been less extinction, perhaps because of the former's more extensive latitudinal range. However, since some of the relicts either undergo low-latitude submergence or are paramphitropical, it appears that the East Pacific is generally a little warm for them even today.

ACKNOWLEDGMENTS

It is a pleasure to acknowledge Michel Hendrickx and his colleagues for hosting a most pleasant symposium at Mazatlan sponsored by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, Mexico CONACyT, the San Diego Society of Natural History, and the Crustacean Society. Thanks are also due two referees and our conscientious editor, Richard Brusca, for helpful suggestions on the manuscript.

LITERATURE CITED

Briggs, J. C. 1987. Antitropicality and vicariance. Systematic Zoology 36(2):206–207.

Buckeridge, J. S. 1983. Fossil barnacles (Cirripedia: Thoracica) of New Zealand and Australia. New Zealand Geological Survey Paleontological Bulletin 50:1–151.

Carlquist, S. 1981. Chance dispersal. American Scientist 69(5):509–516.

Carvacho, A. 1989. *Cancer johngarthi* n. sp. and *Cancer porteri* (Bell) (Crustacea, Decapoda): Comparisons and hypothesis. Proceedings of the Biological Society of Washington 102(3):613–619.

Dana, T. F. 1975. Development of contemporary eastern Pacific coral reefs. Marine Biology 33(4):355–374.

Darwin, C. R. 1851. A Monograph on the Sub-class Cirripedia, with Figures of All the Species. The Lepadidae; or, Pedunculated Cirripedes. Ray Society, London, England.

Darwin, C. R. 1859 (1872). The Origin of Species by Means of Natural Selection, reprint of 6th edition. Modern Library, New York, U.S.A.

Dolan, R., B. Hayden, G. Homberg, J. Zieman, and M. Vincent, 1972. Classification of the coastal environments of the world: Part I, the Americas. Technical Report no. 1, 163 pp. ONR Contract No. N00014-69-0060-0006. Department of Environmental Sciences, University of Virginia (AD-737-634).

Ekman, S. 1953. Zoogeography of the Sea. Sidgwick & Jackson Ltd., London, England.

Emerson, W. K. 1989. On the occurrence of *Charonia tritonis* (Linnaeus) in the Eastern Pacific (Ranellidae: Cymatiinae). Festivus 21(2):13–15.

Esteban, J. 1979. Significance of the upper Miocene reefs in the western Mediterranean. Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology 29:169–188.

Garth, J. S. 1968. *Globopilumnus xanthusii* (Stimpson), n. comb., a stridulating crab from the west coast of tropical America, with remarks on discontinuous distribution of some West American and West African genera of brachyrhynchous crabs. Crustaceana 15(3):312–318.

Glynn, P. W. (ed.) 1990. Global ecological consequences of the 1982–83 El Niño–Southern Oscillation. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.

Gosliner, T. M. 1987. Biogeography of the opisthobranch gastropod fauna of South Africa. American Malacological Bulletin 5(2):243–258.

Hedgpeth, J. W. 1957. Marine Biogeography. Treatise on Marine Ecology and Paleontology 1, Ecology. Geological Society of America Memoir 67:359–382.

Kameya, A., and J. Zeballos, 1988. Distribución y densidad de percebes *Pollicipes elegans* (Crustacea: Cirripedia) en el mediolitoral Peruano. Boletin Instituto del Mar del Peru 12(1):522.

Kennett, J. P. 1982. Marine Geology. Prentice-Hall, New York, U.S.A.

Kennett, J. P., G. Keller, and M. S. Srinivasan 1985. Miocene planktonic foraminiferal biogeography and paleoceanographic development of the Indo-Pacific region. Geological Society of America Memoir 63:197–236.

Murray, J. 1896. On the deep and shallow water marine fauna of the Kerguelen region of the Great Southern Ocean. Royal Society of Edinburgh Transactions 38(2):343–500 (1897).

Newell, N. D. 1971. An outline history of tropical organic reefs. American Museum Novitates 2465:1–37.

Newman, W. A. 1979. Californian transition zone: Significance of short-range endemics. Pp. 339–416 *in* J. Gray and A. J. Boucot (eds.). Historical Biogeography, Plate Tectonics and the Changing Environment. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, U.S.A.

Newman, W. A. 1982. A review of the extant taxa of the "Group of *Balanus concavus*" (Cirripedia; Thoracica) and a proposal for genus-group ranks. Crustaceana 43(1):25–36.

Newman, W. A. 1986. Origin of the Hawaiian marine fauna: Dispersal and vicariance as indicated by barnacles and other organisms. Pp. 21–49 *in* K. Heck and R. Gore (eds.). Crustacean Issues 4. Balkema, Rotterdam, Netherlands.

Newman, W. A., and B. A. Foster. 1987. Southern hemisphere endemism among the barnacles: Explained in part by extinction of northern members of amphitropical taxa? Bulletin of Marine Science 4(2):603–619.

Newman, W. A., and J. S. Killingley. 1985. The north-east Pacific intertidal barnacle *Pollicipes polymerus* in India? A biogeographical enigma elucidated by ^{18}O fractionation in barnacle calcite. Journal of Natural History 19(6):1191–1196.

Newman, W. A., and H. S. Ladd. 1974. Origin of coral-inhabiting balanids (Cirripedia, Thoracica). Verhandlungen Naturforschenden Gesellschaft in Basel 84(1):381–396.

Newman, W. A., and R. R. McConnaughey. 1988. A tropical Eastern Pacific barnacle, *Megabalanus coccopoma* (Darwin), in Southern California, following El Niño 1982–83. Pacific Science 41(1–4):31–36.

Newman, W. A., P. A. Jumars, and A. Ross. 1976. Diversity trends in coral-inhabiting barnacles (Cirripedia, Pyrgomatinae). Micronesica 12(1):69–82.

Por, F. D. 1978. Lessepsian Migration. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Ramage, C. S. 1986. El Niño. Scientific American 254(6):77–83.

Randall, J. E. 1981. Examples of antitropical and antiequatorial distribution of Indo-West Pacific fishes. Pacific Science 35:197–209.

Richmond, R. H. 1987. Energetics, competency and long-distance dispersal of planula larvae of the coral *Pocillopora damicornis*. Marine Biology 93:527–533.

Rosenblatt, R. H., and R. S. Waples. 1986. A genetic comparison of allopatric populations of shore fish species from the eastern and central Pacific Ocean: Dispersal or vicariance? Copeia 2:275–284.

Ross, A., and W. A. Newman. 1973. Revision of the coral-inhabiting barnacles (Cirripedia: Balanidae). Transactions of the San Diego Society of Natural History 17(3):137–174.

Shackleton, N. J. 1984. Oxygen isotope evidence for Cenozoic climatic change. Pp. 27–34. *in* P. Brenchley (ed.). Fossils and Climate. Wiley, New York, U.S.A.

Stanley, S. M. 1986. Anatomy of a regional mass extinction: Plio–Pleistocene decimation of the Western Atlantic bivalve fauna. Palaios 1:17–36.

Stehli, F. G., and J. W. Wells. 1971. Diversity and age patterns in hermatypic corals. Systematic Zoology 20:115–126.

Théel, Hj. 1911. Priapulids and sipunculids dredged by the Swedish Antarctic Expedition 1901–3 and the phenomenon of bipolarity. Kongliga (Kungliga) Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 47, Stockholm, Sweden.

Valentine, J. W. 1984. Neogene marine climate trends: Implications for biogeography and evolution of the shallow-sea biota. Geology 12:647–650.

Van den Hoek, C. 1984. World-wide latitudinal and longitudinal seaweed distribution patterns and their possible causes, as illustrated by the distribution of rhodophytan genera. Helgoländer Meeresuntersuchungen 38:227–257.

Van der Spoel, S., and R. P. Heyman. 1983. A Comparative Atlas of Zooplankton. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

Vermeij, G.J. 1986. Survival during biotic crises: The properties and evolutionary significance of refuges. Pp. 231–246 *in* D. K. Elliott (ed.). Dynamics of Evolution. Wiley, New York, U.S.A.

White, B. N. 1986. The isthmian link, antitropicality and American biogeography: Distributional history of the Antherinopsinae (Pisces: Antherinidae). Systematic Zoology 35:176–194.

Wicksten, M. K. 1989. Ranges of offshore decapod crustaceans in the eastern Pacific Ocean. Transactions of the San Diego Society of Natural History 21(19):291–316.

Yamaguchi, T. 1982. Japanese Miocene cirriped *Balanus sendaicus*: A comparison with Tethyan *Balanus concavus* group. Transactions of the Paleontological Society of Japan, New Series 125:277–295.

Young, P. S. 1989. *Ceratoconcha paucicostata*, a new species of coral-inhabiting barnacle (Cirripedia, Pyrgomatidae) from the western Atlantic. Crustaceana 56(2):193–199.

Zullo, V. A. 1986. Pliocene barnacles (Cirripedia, Thoracica) from South Carolina, with a key to Pliocene balanoids of the eastern United States. South Carolina Geology 29(2):1–18 (1985).

Zullo, V. A., and R. W. Portell. 1991. A new species of *Eoceratoconcha* Newman and Laud, 1974 (Cirripedia, Archaeobalanidae) from the Pliocene of Florida. Journal of Paleontology 65(2):271–276.

Note added in proof: According to Mauchline (1980) and van der Spoel and Heyman (1983), a species of krill, *Euphausia eximia* Hansen, 1991, occurs in the zooplankton of the East Pacific and the East Atlantic–Mediterranean. However, according to E. Brinton (pers. comm.), the East Atlantic population is actually *E. krohni* Hansen, 1911, a sibling species of *E. eximia*. Either way, this is an excellent example of the EP/EA pattern among the zooplankton.

Mauchline, J. 1980. The biology of mysids and euphausiids. Advances in Marine Biology 18:1–681.

Van der Spoel, S., and R. P. Heyman 1983. A Comparative Atlas of Zooplankton. Springer-Verlag, Berlin, Germany.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 17 1 November 1992

The Isopoda Bopyridae of the Eastern Pacific—Missing or Just Hiding?

John C. Markham

Arch Cape Marine Laboratory, Arch Cape, Oregon 97102-0105, U.S.A.

ABSTRACT.—The family Bopyridae (Isopoda, Epicaridea) contains 500 described species world-wide, all of which are parasites of decapod crustaceans. Along the eastern Pacific shore, the published literature cites only 29 described species and 10 undescribed species, from fresh water to the deep sea, most in shallow marine waters. From the entire west coast of South America only seven described and two undescribed species are recorded. Although further species, especially from Mexico, are in the process of being described, the number is still much lower than might be expected. Though collecting has been inadequate, there is reason to believe that there actually are fewer bopyrid species on this coast than the count of potential host species and comparisons with other faunas in the world would predict.

RESUMEN.—La familia Bopyridae (Isopoda, Epicaridea) se compone de 500 especies descritas mundialmente, todas parásitos de crustáceos decápodos. A lo largo de la costa este del Pacifico, la literatura publicada cita solo 29 especies descritas y 10 aún no descritas, incluyendo especies de agua dulce y de mar profundo, pero en mayoria especies de aguas someras. Para toda la costa oeste de América del Sur, solo se conocen 7 especies, además de 2 todavia no descritas. Aún considerando que otras especies, especialmente de México, están en proceso de ser descritas, el número de especies es mucho más bajo que lo esperado. En cierto grado, esto refleja una recolección inadecuada, pero existe motivos que permiten pensar que realmente existen menos especies en esta costa que lo que se podria predecir si se toma en cuenta las especies huéspedes potenciales o si se compara con otras faunas en otras regiones del mundo.

La selección de huéspedes por parte de las especies de bopiridos conocidas en esta región es como sigue: Caridea, 56 especies; Thalassinidea, 5 especies; Anomura, 23 especies; y Brachura, 1 especie.

INTRODUCTION

The epicaridean isopod family Bopyridae includes 500 described species worldwide, representing approximately one eighth of all described species of isopods. All, as adults, are obligate parasites of decapod crustaceans. Most lodge inside their hosts' gill chambers and induce small to large distortions of their hosts' carapaces; nearly all the others cling to the abdomens of their hosts.

The family Bopyridae is divided into ten subfamilies, each containing parasites largely restricted to hosts of a single decapodan infraorder. Most species in the largest and most generalized subfamily, the Pseudioninae, infest anomurans, especially porcellanids, galatheids, and hermit crabs. The Bopyrinae are parasites of caridean shrimps, and species of the Ioninae are parasites of brachyurans. Species in the presumably most primitive genera of each of these three subfamilies, and the single species of the subfamily Phyllodurinae, are parasites of thalassinideans. In the Argeiinae are a few parasites of caridean shrimps. The Orbioninae are restricted to Indo–West Pacific penaeidean shrimps. The two subfamilies of abdomen-infesting bopyrids are the Athelginae, parasites on the dorsal surfaces of hermit crab abdomens, and the Hemiarthrinae, which usually cling among the pleopods of caridean shrimps. Finally, the Bopyrophryxinae and Entophilinae are aberrant monotypic subfamilies whose species infest anomurans not occurring in the eastern Pacific (Markham 1986).

HISTORICAL OVERVIEW

The earliest record of a bopyrid isopod from the eastern Pacific coast, or anywhere in the Americas, is the description of *Argeia pugettensis* by Dana (1853); this species is now known from California to Japan. Shortly afterward, Stimpson (1857) described the peculiar *Phyllodurus abdominalis*, which occurs from British Columbia to Baja California. In her monograph on the isopods of North America, Richardson (1905) considered 12 west American bopyrid species, of which 10 are still recognized. Since then, the number of described species along the entire west coast has risen to 29, and records of 10 undescribed, or at least unnamed, species have been published.

GEOGRAPHIC DISTRIBUTIONS

For the 29 western American species considered, the systematic distribution is Pseudioninae 14, Bopyrinae 6, Argeiinae 2, Ioninae 3, Phyllodurinae 1, Athelginae 2, and Hemiarthrinae 1. At least two of these are cryptic species, undescribed but cited under the names of species from elsewhere. Undescribed species mentioned in the literature are probably assignable thus: Pseudioninae 8, Bopyrinae 1, Ioninae 1, Hemiarthrinae 1. Of the described species, only one, *Probopyrus pandalicola*, infests brackish to fresh-water palaemonids (Campos and Campos 1989), seven are recorded only from

deep water (70–3000 m), and the other 21 occur intertidally and subtidally. Geographically, 8 of the species are boreal (4 of these not ranging farther south), occurring north of California, 11 of the species are reported from California, 7 are known from Mexico, 3 are known from Central America, 1 is known from Colombia and Ecuador, and 6 are known from Peru and Chile. (Overlapping makes this total greater than 29; see Table 1.)

PATTERNS OF HOST INFESTATION

The 39 described and undescribed western American bopyrid species infest a reported total 86 species of host decapods along this coast. More than half of these host species bear the relatively few species of parasites found largely or entirely in boreal waters. Thus the two circumboreal species, *Bopyroides hippolytes* and *Hemiarthrus abdominalis*, infest, respectively, 16 and 20 caridean species (including 8 in common) in the eastern Pacific (Richardson, 1905, George and Strömberg 1968, Butler 1980). The strictly eastern Pacific boreal species *Pseudione giardi* infests 6 paguroid species (Markham 1975), and the circum-North Pacific *Argeia pugettensis* infests 18 caridean species in the eastern Pacific, nearly all of them north of California (only one of them in common with *B. hipploytes* and *H. abdominalis)* (Markham 1977). With the greatest north–south range, the deep-water species *Pseudione galacanthae* infests four galatheid hosts between British Columbia and Chile. Four species each have two hosts, and one species, *Callianassa uncinata*, harbors three different parasites in Chile (Stuardo et al. 1986). (The latter situation is unusual for the Bopyridae as a whole, but it has parallels elsewhere in the world with *Callianassa* and *Upogebia*.) The Systematic distribution of the host species is: Caridea 56, Thalassinidea 5, Anomura 23 (including 15 paguroids), and Brachyura 1. A noteworthy peculiarity of this list is that, despite comprising over half of the species of decapods, especially in the tropics (Abele 1982, Bowman and Abele 1982), the infraorder Brachyura is here represented by a single species, the common intertidal crab *Pachygrapsus crassipes*. Its parasite exhibits an evident jinx: it has been collected at least three times in southern California and Baja California (Hilton 1917, Schmitt 1921, Hoard 1937) but has never been described; at least twice the parasites have been donated to the Smithsonian Institution, only to disappear without a trace.

Reasonably complete and current published catalogs of the decapods exist for only portions of the eastern Pacific, so it is difficult to estimate the number of potential host species. Kozloff (1987) lists 187 species of decapods from British Columbia, Washington, and Oregon, of which 55 have been reported to host bopyrids. Schmitt's (1921) now-obsolete list for California lists 220 species from that state's coast, of which 190 occur from Monterey south; of these, 20 bear bopyrids. Villalobos et al. (1989) listed 50 species of intertidal decapods from Baja California and the Gulf of California, of which eight are infested there and two more only elsewhere. Del Solar et al. (1970) lised 215 decapod species from Peru, only one of which has been recorded as a bopyrid host there, though six of those species are infested elsewhere.

COMPARISONS WITH OTHER FAUNAS

In latitudinal range, coastal configuration, and side of ocean, the region most directly comparable to the west coast of the Americas is the west coast of Europe and Africa. From Nord Kapp to the Cape of Good Hope, 45 described species of bopyrids have been recorded (Sars 1898, Bourdon 1968, 1981). For the African Atlantic coast, comparable in extent and temperature regimes (and, probably, inadequacy of study) to the Pacific coast south of Monterey, California, there are reports of 17 of these species and mentions of 3 other, probably undescribed, species. This compares to the 26 described and 10 undescribed species from Monterey south in the eastern Pacific; the smaller number from western Africa probably reflects inadequate collecting. However, from the Atlantic coast of Europe are reported 29 described species (only two in common with Africa), in marked contrast to the mere eight species (four of which are also found farther south) reported from the boreal western American coast. Thus cold water cannot explain the shortage of species in the north Pacific. The Mediterranean, including the Black Sea, contains 38 described species and one reported without name, of which 12 are also reported from the Atlantic coast, thus raising the total described eastern Atlantic fauna to 70 species, in contrast to the 29 described and 10 undescribed species from the eastern Pacific coast.

In the western Atlantic Ocean, from Greenland to Tierra del Fuego, the number of described species of bopyrids is 98 (Markham 1988). Along the east coast of Africa, including the Red Sea, an extent comparable to the eastern Pacific coast from Mexico south, there are 41 described species. Fully half of the family occurs in the temperate to tropical western Pacific–eastern Indian Ocean region, but our knowledge of it is only spotty. Reasonably well-known faunas are those of Japan (Shiino 1972), where 90 bopyrid species are reported, and Hong Kong, a tiny geographical area, which now lists 39 species (Markham in press), as many as the entire Pacific American coast. Because the known fauna for all the rest of China is only 3 species (Markham 1982), data are inadequate for comparing the west coast of the Pacific. Collected but unstudied specimens indicate that only a small fraction of the fauna of Australia or New Guinea is known, and the same is almost certainly true for such major archipelagoes as the Philippines (Markham 1989) and Indonesia.

SPECULATIONS AND CONCLUSIONS

What accounts for the small number of species reported from the western American coast, and can it be attributed to poor collecting or to an actual absence? Faunistically, the coast of California is among the best known anywhere, but, even so, there are already representatives of at least five hitherto unmentioned California species in museum collections, to my knowledge alone. The fauna of Baja California is less well known, and researchers studying it are currently describing at least five more new species, with more to come. The nine species (seven described) reported from western South America will certainly be supplemented. As the only major warm-water indentation on an otherwise nearly straight coast, the Gulf of California is the region likely to have the greatest faunal diversity. In this regard, it is somewhat comparable to the Mediterranean Sea, but because its size and age are much less than those of the Mediterranean, one would expect the bopyrid fauna of the Gulf of California to be considerably smaller.

Although the known eastern Pacific bopyrid fauna will surely increase, it shows certain peculiarities indicating that it really is limited. Only one parasite of a brachyuran has been found (the other ionine species infesting thalassinideans). Even the shorter list from western Africa includes four such species, and 75 are known worldwide. There are only two described athelgines here; this subfamily is largely amphi-Atlantic, being rare even in the Indo–West Pacific (Markham, 1986). Despite the presence on this coast of a large number of caridean species, many of which are reported bopyrid hosts, those found infested repeatedly bear the same few species of parasites. Indeed, there are few species of Bopyrinae, and, aside from the circumboreal species *Hemiarthrus abdominalis* (Richardson 1905), there are no described hemiarthrines. Extensive collecting of the appropriate host species should have turned up more members of these three subfamilies, but it has not. The Pseudioninae, already representing half the known species along this coast, will probably increase, although many of them infest

TABLE 1. Species of bopyrid isopods reported from the west coast of the Americas

Species	Host genus or genera (Number of species)	Localities[a]
Subfamily Pseudioninae		
Aporobopyrus muguensis Shiino, 1964	*Pachycheles* (1)	2, 3
A. oviformis Shiino, 1934	*Pachycheles* (1)	2(B)
A. trilobata (NBB,[b] 1925)	*Petrolisthes* (1)	3(A)
Asymmetrione ambodistorta Markham, 1985	*Isocheles* (1)	2
Asymmetrione sp.	*Clibanarius* (1)	5
Bopyrissa magellanica NBB, 1931	*Clibanarius* (1)	5
Munidion parvum Richardson, 1904	*Munida* (1)	1(D)
M. pleuroncodis Markham, 1975	*Pleuroncodes* (1)	2, 3
M. princeps Hansen, 1897	*Munida* (1)	6(D)
Orbimorphus constrictus Richardson, 1910	*Petrolisthes* (1)	7
Pleurocryptella wolffi Bourdon, 1972	*Munidopsis* (1)	5(D)
Progebiophilus bruscai Salazar-Vallejo and Leija-Tristán, 1989	*Upogebia* (1)	4
Pseudione brattstroemi Stuardo et al., 1986	*Callianassa* (1)	7
P. galacanthae Hansen, 1897	*Munida* (3); *Galacantha* (1)	1, 4, 7(D)
P. giardi Calman, 1898	*Pagurus* (5); *Dermaturus* (1)	1
Pseudione sp.	*Clibanarius* (1); *Paguristes* (1)	4
Pseudione sp.	*Pagurus* (1)	2
Unidentified genus	*Petrolisthes* (1)	3
Unidentified genus	*Iridopagurus* (1)	5
Unidentified genus	*Porcellana* (1)	6
Unidentified genus	*Upogebia* (1)	6
Subfamily Bopyrinae		
Bathygyge grandis Hansen, 1897	*Glyphocrangon* (2)	2, 3(A, D)
Bopyriscus calmani Richardson, 1905	*Synalpheus* (1); Alpheopsis (1)	2
Bopyroides hippolytes (Krøyer, 1838)	*Eualus* (1); *Argis* (5); *Crangon* (7); *Lissocrangon* (1); *Mesocrangon* (1); *Metacrangon* (1); *Neocrangon* (2)	1(C)
Probopyrus pandalicola (Packard, 1879)	*Macrobrachium* (1); *Palaemon* (1)	3, 4, 5(A, E)
Schizobopyrina bruscai Campos and Campos, 1990	*Thor* (1)	4
S. striata (NBB, 1929)	*Hippolyte* (1)	2
Unidentified genus	*Lysmata* (1)	4
Subfamily Argeiinae		
Argeia pugettensis Dana, 1853	*Eualus* (1); *Argis* (5); *Crangon* (7); *Lissocrangon* (1); *Mesocrangon* (1); *Metacrangon* (1); *Neocrangon* (2)	1, 2(B)
Parargeia ornata Hansen, 1897	*Sclerocrangon* (1)	3(D)
Subfamily Ioninae		
Ione cornuta Bate, 1864	*Callianassa* (1)	1, 2(B)
I. ovata Shiino, 1964	*Callianassa* (1)	7
Ionella agassizi Bonnier, 1900	*Callianassa* (1)	7
Unidentified genus	*Pachygrapsus* (1)	2, 3
Subfamily Phyllodurinae		
Phyllodurus abdominalis Stimpson, 1857	*Upogebia* (2)	1, 2, 3
Subfamily Athelginae		
Stegophryxus hyphalus Markham, 1974	*Parapagurodes* (2)	2, 3(D)
S. thompsoni NBB, 1931	Paguroid, unidentified	7
Subfamily Hemiarthrinae		
Hemiarthrus abdominalis (Krøyer, 1840–41)	*Eualus* (9); *Heptacarpus* (1); *Lebbeus* (2) *Spirontocaris* (6)	1(C)
Unidentified genus	*Betaeus* (1)	2

[a]1, North Pole to Monterey, California; 2, Monterey to Mexican border; 3, ocean coast of Mexico, including west coast of Baja California; 4, Gulf of California; 5, Central America; 6, Colombia and Ecuador, including Galápagos; 7, Peru and Chile. A, also in Atlantic; B, also in Asia; C, circumboreal; D, deep water; E, estuarine to fresh water.

[b]Nierstrasz and Brender à Brandis.

numerous host species, so additional collection may increase the number of hosts faster than the number of parasites. Thus for reasons both of extrapolation from the known local fauna and comparison with other faunas, it appears that bopyrid isopods will ultimately be found to be underrepresented along the eastern Pacific coast.

ACKNOWLEDGMENTS

Dr. Richard C. Brusca provided valuable editorial assistance to help shape this report. He and other reviewers greatly improved the presentation. Mrs. W. A. Markham furnished facilities at the Arch Cape Marine Laboratory, of which this is publication number 24.

LITERATURE CITED

Abele, L. G. 1982. Biogeography. Pp. 241–304 *in* L. G. Abele (ed.). The Biology of Crustacea. Vol. 1. Academic Press, New York, U.S.A.

Bourdon, R. 1968. Les Bopyridae des mers européennes. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris), Nouvelle Série (A) 50:77–424.

Bourdon, R. 1981. Sur cinq Bopyridés parasites de Thalassinidés ouest-africains. Bulletin d'Institut Français d'Afrique Noire Série A, 1–2:111–134.

Bowman, T. E., and L. G. Abele. 1982. Classification of the recent Crustacea. Pp. 1–27 *in* L. G. Abele (ed.). The Biology of Crustacea. Vol. 1. Academic Press, New York, U.S.A.

Butler, T. H. 1980. Shrimps of the Pacific coast of Canada. Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Science 202:1–280.

Campos, E., and A. R. de Campos. 1989. Epicarídeos de Baja California: Distribución y notas ecológicas de *Probopyrus pandalicola* (Packard, 1879) en el Pacífico oriental. Revista de Biología Tropical 37:29–36.

Dana, J. D. 1853. Crustacea, Part 2. United States Exploring Expedition during the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842, under the Command of Charles Wilkes, U. S. N. 14 (2):691–1618.

Del Solar C., E. M., F. Btancas S., and R. Mayta L. 1970. Catalogo de Crustáceos del Perú. Miranda, Lima, Perú.

George, R. Y., and J.-O. Strömberg. 1968. Some new species and new records of marine isopods from San Juan Archipelago, Washington, U. S. A. Crustaceana 14:225–254.

Hilton, W. A. 1917. The central nervous system of the parasitic isopod, *Grapsicephon* [*sic*]. Journal of Parasitology 4:25–26.

Hoard, R. S. 1937. Preliminary report on parasitic isopod. Pomona College Journal of Entomology and Zoology 29:105–106.

Kozloff, E. N. 1987. Marine Invertebrates of the Pacific Northwest. University of Washington Press, Seattle, Washington, U.S.A.

Markham, J. C. 1975. Extension of range and new host records for the parastic isopod *Pseudione giardi* Calman in the northeastern Pacific. Wasman Journal of Biology 32:195–201.

Markham, J. C. 1977. Description of a new western Atlantic species of *Argeia* Dana with a proposed new subfamily for this and related genera (Crustacea, Isopoda, Bopyridae). Zoologische Mededelingen 52:107–123.

Markham, J. C. 1982. Bopyrid isopods parasitic on decapod crustaceans in Hong Kong and southern China. Pp. 325–391 *in* B. S. Morton and C. K. Tseng (eds.). Proceedings of the First International Marine Biological Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and Southern China, Hong Kong, 1980. Vol. 1. Hong Kong University Press, Hong Kong.

Markham, J. C. 1986. Evolution and zoogeography of the Isopoda Bopyridae, parasites of Crustacea Decapoda, *in* R. H. Gore and K. L. Heck (eds.), Crustacean biogeography. Crustacean Issues 4:143–164.

Markham, J. C. 1988. Descriptions and revisions of some species of Isopoda Bopyridae of the northwestern Atlantic Ocean. Zoologische Verhandelingen 246:1–63.

Markham, J. C. 1989. Three species of Isopoda Bopyridae new to the fauna of the Philippines. Beagle 6:141–148.

Markham, J. C. In press. Second list of additions to the Isopoda Bopyridae of Hong Kong. *In* B. S. Morton (ed.) Proceedings of the Fourth International Marine Biological Workshop: The Marine Flora and Fauna of Hong Kong and southern China, Hong Kong, 1980. Vol. 1. Hong Kong University Press, Hong Kong.

Richardson, H. 1905. A monograph on the isopods of North America. Bulletin of the United States National Museum 54.

Sars, G. O. 1898. An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species. Vol. II, Isopoda. Bergen Museum, Bergen, Norway.

Schmitt, W. L. 1921. The marine decapod Crustacea of California with special reference to the decapod Crustacea collected by the United States Bureau of Fisheries steamer "Albatross" in connection with the biological survey of San Francisco Bay during the years 1912–1913. University of California Publications in Zoology 23:1–470.

Shiino, S. M. 1972. [The Epicaridea (list of species) from Japan]. Kansai Shizenkagaku 24:7–10 [In Japanese].

Stimpson, W. 1857. The Crustacea and Echinodermata of the Pacific shores of North America. 1. Boston Journal of Natural History 6:444–532.

Stuardo, J., R. Vega, and I. Céspedes. 1986. Comparative external morphology of 3 bopyrid males (Isopoda; Epicaridea) parasitic on *Callianassa uncinata* H. Milne Edwards. Gayana, Zoologia 50 (1–4):17–36.

Villalobos H., J. L., J. C. Nates R., A. C. Diaz B., M. D. Valle M., P. Flores H., E. Lira F., and P. Schmidtsdorf V. 1989. Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las islas del Golfo de California, México. Listados Faunísticos de México. I. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 18 1 November 1992

The Systematic Importance of Color and Color Pattern: Evidence for Complexes of Sibling Species of Snapping Shrimp (Caridea: Alpheidae: *Alpheus*) from the Caribbean and Pacific Coasts of Panama

Nancy Knowlton and De Etta K. Mills

Smithsonian Tropical Research Institute, Apartado 2072, Balboa, Republic of Panama

ABSTRACT.—Closely related species in the genus *Alpheus* Fabricius, 1798, are most easily distinguished by small but consistent differences in color and particularly color pattern. We made extensive collections of several nominal species from Panama, examining living material for evidence of discrete color morphs within described species. *Alpheus formosus* Gibbes, 1850, has two Caribbean color morphs, both distinct from the morphologically similar eastern Pacific species *A. panamensis* Kingsley, 1878. Caribbean representatives of *A. cristulifrons* Rathbun, 1900, consistently differ in color and color pattern from eastern Pacific representatives of the same species. *Alpheus paracrinitus* Miers, 1881, is found in the Caribbean in two color morphs, both of which are distinct from the eastern Pacific morph of the same species. All these morphs are also distinct in color pattern from the morphologically similar eastern Pacific species *A. rostratus* Kim and Abele, 1988. The eastern Pacific species *A. canalis* Kim and Abele, 1988, has two color morphs, both of which can be distinguished from the morphologically similar Caribbean species *A. nuttingi* (Schmitt, 1924). Earlier work with *Alpheus* symbionts of sea anemones suggests that these color morphs are likely to be separate species. Analysis of color pattern holds enormous potential for defining species boundaries in this systematically difficult genus.

RESUMEN.—En el género *Alpheus* Fabricius, 1798, existen especies estrechamente relacionadas las cuales pueden ser distinguidas fácilmente, por pequeñas pero consistentes diferencias de color y particularmente en los patrones de coloración. Hemos hecho grandes colecciones de varias especies de Panamá, examinando material vivo para determinar si existen "formas de color" dentro de las especies ya descritas. *Alpheus formosus* Gibbes, 1850, tiene dos "formas de color," y ambas difieren de la especie más similar del Pacífico-este, *A. panamensis* Kingsley, 1878. La forma del Caribe de *A. cristulifrons* Rathbun, 1900, es diferente de manera consistente en color y patrón de coloración, de la forma del Pacífico-este de la misma especie. En *A. paracrinitus* Miers, 1881, del Caribe hay dos "formas de color" las cuales son distintas a la forma presente en el Pacífico-este de la misma especie. Todas estas formas son también distintas en el patrón de color de la especie morfológicamente similar del Pacífico-este, *A. rostratus* Kim y Abele, 1988. La especie del Pacífico-este *A. canalis* Kim y Abele, 1988, tiene dos "formas de color", y ambas se pueden distinguir de la especie más similar del Caribe, *A. nuttingi* (Schmitt, 1924). En base a trabajos previos con *Alpheus* simbiontes de anémonas marinas, estas "formas de color" son probablemente especies distintas. Los análises de patrones de coloración poseen un potencial enorme para la definición de especies en este género de sistemática difícil.

INTRODUCTION

Imagine the frustration of an ornithologist confronting a collection of bleached specimens. In birds and many other groups, the importance of color and color pattern in distinguishing closely related species is indisputable. Nevertheless, descriptions of crustacean species usually provide little information on color and color pattern, and patterns are rarely illustrated. Historically, the reasons for this are obvious—preserved specimens lose their color rapidly, and most taxonomic research has necessarily relied on museum collections. With many more researchers now based close to field sites, however, it is no longer necessary to limit studies to characters seen in preserved material.

It is often easier to clarify the status of problematic taxa and to estimate the true biodiversity of morphologically defined groups by working with the characters of both living and preserved specimens (for decapod crustaceans see Knowlton 1986). An example of the value of such an approach can be seen in the genus *Alpheus*, whose notorious difficulty (Wicksten, in press) stems in part from the existence of complexes of species difficult to distinguish by traditional morphological characters. Earlier, data on color and color pattern led to the discovery of a complex of close relatives that are all symbionts of sea anemones (Knowlton and Keller 1983, 1985). In this case, the discrete color morphs were shown to be reproductively incompatible. Here we present data on comparably distinct color morphs in free-living *Alpheus* found along the Pacific and Caribbean coasts of Panama. Electrophoretic and mating behavior data (to be published elsewhere) suggest that these morphs also merit specific status.

For this paper we concentrate on four groups: (1) *A. panamensis*

(Pacific) and *A. formosus* (Caribbean), (2) *A. paracrinitus* (Pacific and Caribbean) and *A. rostratus* (Pacific), (3) *A. cristulifrons* (Pacific and Caribbean), and (4) *A. canalis* (Pacific) and *A. nuttingi* (Caribbean). *Alpheus panamensis* and *A. formosus* are morphologically very similar species, restricted to the eastern Pacific and western Atlantic, respectively. Christofferson (1979) considered *A. panamensis* to be a junior synonym of *A. formosus*, but Kim and Abele (1988) did not concur. *Alpheus cristulifrons* is reported from both sides of the Atlantic and the eastern Pacific. *Alpheus paracrinitus* has a pantropical distribution, while *A. rostratus* is a recently described, morphologically similar species restricted to the eastern Pacific. *Alpheus canalis* and *A. nuttingi* are morphologically similar species restricted to the eastern Pacific and western Atlantic, respectively. In general, the close morphological and biochemical similarities between eastern Pacific and Caribbean taxa are thought to stem from their relatively recent separation by the rise of the Isthmus of Panama (Jordan 1908, Vawter et al. 1980, Lessios 1981) approximately 3 million years ago (Keigwin 1982).

Our goal was to assess differences between eastern Pacific and Caribbean representatives and look for evidence of sympatric sibling species within the two oceans. We deliberately avoided groups in which species have been described as morphologically highly variable (e.g., *A. armillatus*), since finding sibling species with distinct color patterns would be less surprising in these cases. Working with what are thought to be morphologically well-defined taxa provides a conservative test of the importance of color in distinguishing closely related species.

METHODS AND MATERIALS

We collected at a variety of intertidal and shallow subtidal sites on both coasts of Panama from 1989 to 1991. Collected animals were brought to the laboratory and identified to species according to the keys of Chace (1972) and Kim and Abele (1988). After initial identification, presumed conspecifics from the same side of the isthmus were examined carefully side by side for variation in color and color pattern, particularly variation appearing to fall in non-overlapping classes. When several discrete differences always occurred together, color morphs defined by these differences were identified. We then compared these within-ocean morphs with their trans-isthmian relatives and looked for diagnostic differences in color or color pattern between closely related trans-isthmian morphs. In total, we examined at least 50 individuals of each defined morph, and never found any intermediate forms.

We then described in detail the colors and color pattern for each morph, using at least eight individuals per morph, including males, females, and juveniles. Animals were illuminated by a Volpi fiber-optic light source with a daylight filter, and the color pattern of the carapace, abdomen, major and minor chela, antennae, and other body parts as appropriate was recorded. We noted the presence of both diffuse pigments and pigments clearly confined to chromatophores for these body parts, and matched pigments to the closest of 1200 color cards coded by the International Munsell Color System (see Endler 1990).

RESULTS

In all cases the Pacific and Caribbean members of a group exhibited relatively small but distinct differences in color pattern, so that any individual could be unambiguously assigned to its ocean of origin on the basis of these attributes alone. In two of the four groups, Caribbean members were found to consist of two distinct morphs that often occurred sympatrically. In a third group, the Pacific species was found to contain two often sympatric morphs. Thus our four groups (consisting of seven described species) split into twelve morphs as follows: (1) *A. panamensis*, *A. formosus*-a, *A. formosus*-b; (2) *A. cristulifrons* Pacific, *A. cristulifrons* Caribbean; (3) *A. rostratus*, *A. paracrinitus* Pacific, *A. paracrinitus* Caribbean-a, *A. paracrinitus* Caribbean-b; and (4) *A. canalis*-a, *A. canalis*-b, *A. nuttingi*.

Below we describe the most consistent and conspicuous of the differences among members of each of the four groups studied. Our purpose is to indicate the kinds of color characters that distinguish sibling species of *Alpheus*. In addition to the diagnostic differences used to define the morphs, we provide data on variable characters likely to show significant frequency differences among morphs with further sampling. We do not attempt a rigorous statistical analysis of the non-diagnostic color differences observed, however, because the sample sizes are not adequate. We are preparing a full description of the color and color patterns to be published in conjunction with new species descriptions.

Alpheus panamensis/A. formosus-a/A. formosus-b.—The three taxa in this complex can be separated unambiguously by the form of the dorsal and lateral longitudinal stripes and by the color pattern of the major chela (Table 1). *Alpheus panamensis* and *A. formosus*-b have down the center of the dorsal stripe a blue line that *A. formosus*-a lacks. *Alpheus formosus*-b always has red pigment along the edges of the rostrum that narrows the light midline stripe anteriorly; the other two taxa lack red pigment on the rostrum as juveniles, and as adults the red rostral pigment is either lacking (*A. formosus*-a) or is not restricted to the margin (*A. panamensis*). *Alpheus formosus*-b also has an isolated patch of white above the

TABLE 1. Pattern and color differences among *A. panamensis*, *A. formosus*-a, and *A. formosus*-b. All listed pigments except green on major chela and blue and orange on antennae are associated with chromotophores.

Character	*panamensis* Pacific ($n = 18$)	*formosus*-a Caribbean ($n = 10$)	*formosus*-b Caribbean ($n = 8$)
Diagnostic pattern differences			
Dorsal blue line	present	absent	present
Adult rostrum red	entire	absent	margin
Juvenile rostrum red	absent	absent	margin
Abdominal patch	absent	absent	present
Major chela patch	absent	entire	center
Percentage of individuals bearing various classes of pigments			
Midline stripe			
Iridescent orange	72%	100%	25%
Iridescent yellow	11%	10%	100%
Iridescent green	28%	50%	100%
Major chela			
Red	78%	80%	38%
Blue	17%	0%	100%
Green	39%	0%	0%
Antennae			
Red	31%	90%	100%
Blue	0%	100%	0%
Orange	0%	0%	100%
Frequency of occurrence[a] of most common colors			
Midline iridescent orange			
5 YR 6/12	8%	50%	50%
7.5 YR 6/10	0%	0%	50%
7.5 YR 7/14	31%	0%	0%
Midline iridescent green			
2.5 GY 7/10	0%	80%	0%
7.5 GY 7/10	60%	0%	0%
10 GY 7/10	0%	0%	88%

[a]Percentages calculated for individuals having pigments in a given class. Colors listed are the most common colors exhibited by each taxon; alphanumeric codes are those used to identify individual colors in the International Munsell Color System.

lateral white stripe on the fourth abdominal segment that the other two lack. The major chela of adults is dark in *A. panamensis*, has a light patch running the length of the inner face in *A. formosus*-a, and has a light patch restricted to the center of the inner face in *A. formosus*-b.

There are also differences in the diffuse pigments, in the proportion of individuals with various color classes of discretely visible chromatophores, and in the color of the pigments in these chromatophores (Table 1). Iridescent chromatophores along the dorsal midline are most commonly orange in *A. panamensis* and *A. formosus*-a, while in *A. formosus*-b yellow and green iridescent chromatophores are always present and orange ones are comparatively rare. The most common color identified within the orange and green color classes also differs among the morphs. In the major chela, diffuse green pigments are sometimes present in *A. panamensis* but absent in both *A. formosus* morphs. Red chromatophores are less common and blue chromatophores are more common in *A. formosus*-b than in the other two taxa. Diffuse pigments in the antennae are generally absent in *A. panamensis*, blue in *A. formosus*-a, and orange in *A. formosus*-b.

Alpheus cristulifrons Pacific/*A. cristulifrons Caribbean.*—The Caribbean and Pacific morphs can be readily distinguished by several pattern differences (Table 2). Most strikingly, the eastern Pacific morph has bands on the antennae, which the Caribbean morph lacks. The Pacific morph also has narrower abdominal bands with large well-defined spots and a mottled major chela, while the Caribbean morph has wider abdominal bands with smaller, less distinct spots and well-defined spots on the major chela.

The frequency of occurrence and the pigments of several chromatophore classes in the two morphs also differ (Table 2). On the carapace and abdomen, iridescent green chromatophores are more common in the Pacific morph, and the most common red and blue pigments have slightly different colors in the two morphs. Together these differences are probably responsible for the black vs. brown color of the body bands on the Pacific and Caribbean morphs, respectively. Blue and iridescent yellow chromatophores are found more commonly on the major chela of the Caribbean morph than in the Pacific morph. The second pereiopods are yellow in the Pacific morph and orange in the Caribbean morph. Diffuse blue antennal pigments are found only in the Pacific morph.

Alpheus rostratus/*A. paracrinitus Pacific*/*A. paracrinitus Caribbean-a*/*A. paracrinitus Caribbean-b.*—*Alpheus rostratus* and the three morphs of *A. paracrinitus* can all be reliably distinguished by pattern differences on the body and major chela (Table 3). The Caribbean-b morph of *A. paracrinitus* has a pair of dark dorso-lateral spots on the third abdominal segment and a double band on the sixth abdominal segment. The major chela in both Caribbean morphs of *A. paracrinitus* has faint vertically oriented patches, while in the Pacific morph the chela is darkly pigmented ventrally. *Alpheus rostratus* most resembles the Caribbean-b morph of *A. paracrinitus*, with a similar pair of spots on the third abdominal segment, but in *A. rostratus* a wide sixth abdominal band is never completely split into a double band, and the vertical bands on the major chela are much darker.

In color (Table 3), the four taxa differ somewhat in the percentage of individuals with red, blue, and iridescent yellow chromatophores on the major chela. The most common pigments of the red chromatophores on the body and the red and iridescent yellow chromatophores on the major chela are also distinct.

Alpheus canalis-a/*A. canalis-b*/*A. nuttingi.*—The two morphs of *A. canalis* can be unambiguously distinguished by the color of the distal half of the antennae and the pattern of the major chela (Table 4). *Alpheus canalis*-a has orange antennae, a light patch and widely spaced spots on the major chela, and no dark abdominal spots. *Alpheus canalis*-b has blue antennae and closely spaced spots without a light patch on the major chela. This species also usually has two dorso-lateral dark spots on the third abdominal somite and a single midline spot on the fourth and fifth somites. *Alpheus nuttingi* most resembles *A. canalis*-b, with blue antennae and closely spaced spots on the chela, but it lacks the abdominal spots, and the chela sometimes bears a light patch. These two species additionally differ in the ratio of dark background to light spots on the body.

There is also some divergence in color apart from the diagnostic differences shown in the antennae (Table 4). Differences include the percentage of individuals with blue body pigments, the shade of blue when present in the antennae, and the dominant shade of blue, red, and iridescent yellow body pigments.

TABLE 2. Pattern and color differences between Pacific and Caribbean representatives of *A. cristulifrons*. All listed pigments except blue on antennae and yellow and orange on the second pereiopods are clearly associated with chromatophores.

Character	Pacific (n = 10)	Caribbean (n = 10)
Diagnostic pattern differences		
Antennae	banded	unbanded
Abdominal bands	narrow	wide
Abdominal band spots	large, clear	small, fuzzy
Major chela	mottled	spotted
Percentage of individuals bearing various classes of diffuse pigments		
Body		
Iridescent green	80%	30%
Major chela		
Blue	30%	80%
Iridescent yellow	20%	90%
Antennae		
Red	100%	30%
Iridescent yellow	100%	20%
Blue	100%	0%
Frequency of occurrence[a] of most common colors		
Body red		
10 R 3/10	70%	0%
10 R 4/10	0%	60%
Body blue		
2.5 B 2/2	40%	100%
2.5 B 2/6	60%	0%
Major chela red		
10 R 3/10	75%	0%
10 R 4/10	0%	75%
2nd pereiopod yellow/orange		
2.5 Y 8/10	56%	0%
5 YR 7/10	0%	22%
7.5 YR 6/10	0%	22%

[a]Percentages calculated for individuals having pigments in a given class. Colors listed are the most common colors exhibited by each taxon; alphanumeric codes are those used to identify individual colors in the International Munsell Color System.

DISCUSSION

The morphs delineated above differ in color and color pattern. In general, pattern seems to discriminate better than color alone. Several unambiguous pattern differences with no intermediates separated all the morphs, while most color differences were less clear-cut (differing percentages of individuals exhibiting particular colors, and different modal pigments within color classes). Chace

TABLE 3. Pattern and color differences among *A. rostratus*, *A. paracrinitus* Pacific, *A. paracrinitus* Caribbean-a, and *A. paracrinitus* Caribbean-b. All pigments are within chromatophores.

	rostratus	*paracrinitus*		
Character	Pacific ($n = 10$)	Pacific ($n = 18$)	Carib.-a ($n = 10$)	Carib.-b ($n = 10$)
Diganostic pattern differences				
Abdominal spots	present	absent	absent	present
6th abdominal band	wide	narrow	narrow	double
Major chela bands	vertical	ventral	vertical	vertical
Percentage of individuals bearing various classes of pigments				
Major chela				
Red	50%	67%	90%	100%
Iridescent yellow	10%	67%	100%	60%
Blue	30%	6%	38%	50%
Frequency of occurrence[a] of most common colors				
Body red				
5 R 3/10	0%	0%	30%	40%
10 R 3/10	20%	11%	30%	0%
10 R 4/10	80%	72%	20%	0%
Major chela red				
5 R 3/10	0%	0%	11%	40%
10 R 3/10	40%	17%	22%	0%
10 R 4/10	60%	75%	33%	0%
Major chela iridescent yellow				
2.5 Y 8/8	0%	67%	0%	50%
2.5 Y 8/10	10%	11%	40%	0%
2.5 Y 8/12	0%	0%	30%	50%

[a]Percentages calculated for individuals having pigments in a given class. Colors listed are the most common colors exhibited by each taxon; alphanumeric codes are those used to identify individual colors in the International Munsell Color System.

and Hobbs (1969) and Bruce (1978) also found pattern to be a better discriminator than color in the shrimp they studied. This is convenient, because pattern differences can be illustrated and are sometimes recognizable in recently preserved material.

The complete absence of intermediate patterns suggests to us that these morphs are separate species. This was confirmed for *Alpheus* symbionts of anemones previously studied (Knowlton and Keller 1983, 1985); the four species initially recognized by color pattern differences are incapable of interbreeding (Knowlton and Keller 1983, 1985) and also have fixed electrophoretic differences (Knowlton and Weigt, unpublished data). Similarly, mating experiments and protein electrophoresis also indicate specific distinctiveness for all taxa presented here. Nei's genetic distances for comparisons of morphs or species within groups ranged from 0.028 to 0.389, and fixed allele differences were discovered in all sympatric comparisons and all but two trans-isthmian comparisons (Knowlton and Weigt, unpublished data). Similarly, 60% of intraspecific pairs produced developing eggs in the laboratory after one month, compared to only 1% (i.e., one pair) for pairings between morphs or species within a group (Knowlton and Solórzano, unpublished data). We are currently in the process of examining type material and formally describing or resurrecting the new species. Other eastern Pacific taxa whose type localities lie outside the region are logical candidates for reexamination.

The genus *Alpheus* currently has approximately 220–250 described species (Kim and Abele 1988, Chace 1988), making it the most speciose genus of shrimp (Chace, pers. comm.). These and earlier results for the anemone symbionts (overall, two color morphs on average per morphologically defined species) suggest a true world-wide diversity of *Alpheus* closer to 500 species. Given that we confined ourselves in this study to morphologically well-defined taxa from Panama, the number of species in the genus may reach as high as 1000.

How should such daunting diversity be handled? We would like to emphasize that our concentration on color data does not imply that skeletal characters are irrelevant. Indeed, we believe that most sibling species uncovered by means of color patterns can be distinguished morphologically as well. To do so *a priori*, however, requires numerous carefully made measurements, often followed by multivariate statistical analyses. While feasible, this represents an enormous amount of work (e.g., Wicksten 1990), particularly in light of the number of taxa involved in this genus. In contrast, some aspects of color and particularly color pattern appear to be consistent within species and good discriminators between species. Whatever the biological reason behind this, the message for systematists is clear. In a few hours or days working with living material, it is often possible to erect provisional groupings which would require weeks or months of study based on preserved material alone. The specific distinctiveness of these groupings can be rapidly confirmed with mating experiments or protein electrophoresis. Previously unnoticed diagnostic morphological differences may also be found.

Several final caveats are appropriate. First, color pattern differences do not necessarily indicate the presence of undescribed species (e.g., see Bauer, 1981). As with morphological characters, variability exists, and which color characters are taxonomically useful must be empirically determined for each group. In particular, we have found that juveniles and adults often have somewhat different patterns (e.g., Table 1; Knowlton and Keller 1985), so that comparisons of similarly sized individuals are essential to rule out developmentally based differences. Since the reliability of color characters, though well supported to date, still remains relatively untested, other methods (e.g., protein electrophoresis, mating

TABLE 4. Pattern and color differences among *A. canalis*-a, *A. canalis*-b, and *A. nuttingi*. All pigments except those for antennae are within chromatophores.

Character	*A. canalis*-a Pacific (n = 10)	*A. canalis*-b Pacific (n = 10)	*A. nuttingi* Caribbean (n = 10)
Diagnostic pattern differences			
Chela patch	present	absent	variable
Chela spot spacing	wide	narrow	narrow
Abdominal spots	absent	present	absent
Body background:spot	intermediate	large	small
Percentage of individuals bearing various classes of pigments			
Antennae (distal)			
Blue	0%	100%	100%
Orange	100%	0%	0%
Body			
Blue	70%	50%	100%
Frequency of occurrence[a] of most common colors			
Antennae blue			
5 B 6/2	—	20%	0%
2.5 BG 8/4	—	0%	30%
7.5 BG 5/2	—	20%	20%
7.5 BG 7/2	—	20%	20%
Body red			
10 R 3/10	50%	40%	20%
10 R 4/10	30%	0%	50%
Body blue			
2.5 B 2/2	29%	100%	50%
Body iridescent yellow			
2.5 Y 8/8	43%	89%	88%

[a]Percentages calculated for individuals having pigments in a given class. Colors listed are the most common colors exhibited by each taxon; alphanumeric codes are those used to identify individual colors in the International Munsell Color System.

experiments) should be used to confirm specific distinctiveness. Second, every effort should be made to identify morphological characters that in retrospect correlate well with newly recognized species boundaries. These differences are essential for identifying most previously collected specimens (including extensive museum holdings), since color is lost from all but the freshest preserved material. Moreover, determination of diagnostic morphological characters will indicate which morphological differences are most informative in closely related species for which living material is not available. Finally, although provisional taxonomic groupings based on color and color pattern can be made relatively quickly, recording the color data in detail sufficient to permit comparisons with subsequently collected living material takes time. Most descriptions of color pattern in the literature are not adequate for making the kinds of subtle discriminations outlined above. Color standards should be used to characterize pigments, and detailed notes on pattern, together with photographs, are essential. Closely related taxa should be compared side by side if possible. Ideally, in species descriptions, color pattern should receive the same level of attention as skeletal characters, in both verbal diagnoses and figures. When available, color photographs may be published or, less expensively, deposited with type material. However, attention to color and color pattern should not come at the expense of conventional morphological descriptions and illustrations.

ACKNOWLEDGMENTS

Shrimp were collected with the help of F. Bouche, E. Gomez, J. Jara, J. Mills, E. Padrón, L. A. Solórzano, and L. Weigt. Permission for these collections was granted by the Kuna Nation and the Government of Panama. L. A. Solórzano translated the abstract into Spanish. Several anonymous reviewers made numerous suggestions that greatly improved the manuscript. Financial support to Knowlton from the Smithsonian Tropical Research Institute and the Scholarly Studies program of the Smithsonian Institution made this research possible.

LITERATURE CITED

Bauer, R. T. 1981. Color patterns of the shrimps *Heptacarpus pictus* and *H. paludicola* (Caridea: Hippolytidae). Marine Biology 64:141–152.

Bruce, A. J. 1978. The evolution and zoogeography of shallow-water tropical shrimps. Information Series, Department of Scientific and Industrial Research, New Zealand 137:337–355.

Chace, F. A., Jr. 1972. The shrimps of the Smithsonian-Bredin Caribbean expeditions with a summary of the West Indian shallow-water species (Crustacea: Decapoda: Natantia). Smithsonian Contributions to Zoology 98:1–179.

Chace, F. A., Jr. 1988. The caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) of the *Albatross* Philippine expedition, 1907–1910, part 5: Family Alpheidae. Smithsonian Contributions to Zoology 466:1–99.

Chace, F. A., Jr., and H. H. Hobbs, Jr. 1969. The freshwater and terrestrial decapod crustaceans of the West Indies with special reference to Dominica. United States National Museum Bulletin 292:1–258.

Christofferson, M. L. 1979. Decapod Crustacea: Alpheoida. Annales de l'Institut Océanographique Nouvelle Série 55 (Fascicule Supplémentaire): 297–377.

Endler, J. A. 1990. On the measurement and classification of colour in studies of animal colour patterns. Biological Journal of the Linnean Society 41:315–352.

Jordan, D. S. 1908. The law of geminate species. American Naturalist 42:73–80.

Keigwin, L. 1982. Isotopic paleoceanography of the Caribbean and east Pacific: Role of Panama uplift in late Neogene time. Science 217:350–353.

Kim, W., and L. G. Abele. 1988. The snapping shrimp genus *Alpheus* from the eastern Pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Smithsonian Contributions to Zoology 454:1–119.

Knowlton, N. 1986. Cryptic and sibling species among the decapod Crustacea. Journal of Crustacean Biology 6:356–363.

Knowlton, N., and B. D. Keller. 1983. A new, sibling species of snapping shrimp associated with the Caribbean sea anemone *Bartholomea annulata*. Bulletin of Marine Science 33:353–362.

Knowlton, N., and B. D. Keller. 1985. Two more sibling species of alpheid shrimps associated with the Caribbean sea anemones *Bartholomea annulata* and *Heteractis lucida*. Bulletin of Marine Science 37:893–904.

Lessios, H. A. 1981. Divergence in allopatry: Molecular and morphological differentiation between sea urchins separated by the Isthmus of Panama. Evolution 35:618–634.

Vawter, A. T., R. Rosenblatt, and G. C. Gorman. 1980. Genetic divergence among fishes of the eastern Pacific and the Caribbean: Support for the molecular clock. Evolution 34:705–711.

Wicksten, M. K. 1990. On the status of *Alpheus barbara* Lockington (Crustacea: Caridea: Alpheidae). Proceedings of the Biological Society of Washington 103:100–102.

Wicksten, M. K. in press. Caridean and stenopodid shrimp of the Galapagos Islands. *In* M. J. James (ed.). Galapagos Marine Invertebrates. Plenum, New York, U.S.A.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 19 1 November 1992

Notas Acerca de la Distribución de los Estomatópodos y Decápodos de Aguas Someras de Isla Clarión, Archipiélago Revillagigedo, Colima, México

Jorge Luis Hernández Aguilera y Lydia Alejandra Martínez Guzmán

Dirección de Investigaciones Oceanográficas, Secretaría de Marina, Apdo. Postal 27-269, Col. Roma Sur, México, D.F. 06760, México.

RESUMEN.—La fauna que habita el Archipiélago Revillagigedo es de particular interés, puesto que se encuentra en una región que ha sido considerada como una zona de mezcla de faunas cuyos orígenes se encuentran en el Indo-Pacífico, en California, y de la fauna que se localiza en la costa del Pacífico mexicano. Entre las islas del archipiélago, Cabo San Lucas y Cabo Corrientes se presenta una fuerte convergencia de las corrientes de California y Norecuatorial y del agua proveniente del Golfo de California. Dos expediciones fueron realizadas: una a Isla Clarión, del 20 de junio al 6 de julio de 1982, y la otra a Isla María Madre, del 18 al 25 de enero de 1985. La colecta de la carcinofauna superior se realizó en forma manual al levantar rocas y romper coral muerto en la zona de intermareas y más allá de ésta, con trampas y buceo libre.

El análisis del material permitió reconocer 21 familias, 59 géneros y 89 especies. Al comparar la carcinofauna de Clarión con la de la Isla María Madre, Nayarit, y la del Golfo de California, se observó una relación de 26.7% entre Clarión y María Madre, 38.9% entre Clarión y el Golfo de California y 72.2% entre María Madre y el Golfo de California. Las especies de estomatópodos y decápodos de aguas someras de la Isla Clarión, Archipiélago Revillagigedo, Colima, provienen en su mayoría de las costas del Pacífico de México.

ABSTRACT.—The fauna inhabiting the Revillagigedo Archipielago is of particular interest because it occupies a region where faunas originating in the Indo-Pacific, California, and Mexican Pacific coast mix. Between the archipelago, Cabo San Lucas, and Cabo Corrientes the California Current, the North Equatorial Current, and water from the Gulf of California converge. Two expeditions were made, the first to Clarion Island, 20 June to 6 July 1982, and the second to Maria Madre Island, 18–25 January 1985. The carcinofauna was collected by lifting rocks, breaking dead coral in the intertidal zone, and by diving.

The specimens collected encompassed 21 families, 59 genera, and 89 species. The carcinofauna of Clarion Island, Maria Madre Islands, and the Gulf of California were compared. Clarion and Maria Madre Islands have only 26.7% of their species in common, while Clarion and the Gulf of California have 38.9% in common and Maria Madre and the Gulf of California have 72.2% in common. The majority of the stomatopods and decapods in the shallow waters around Clarion Island are derived from the Mexican Pacific coast.

INTRODUCCION

En el Pacífico mexicano, se localiza un grupo de cuatro islas conocidas como Archipiélago Revillagigedo, nombre dado por el Capitán James Colnett en 1798, en honor del Virrey de la Nueva España, Don Juan Vicente de Güemes Pacheco de Padilla, el segundo conde de Revillagigedo, y está formado por las islas Socorro, Clarión, Roca Partida y San Benedicto, que se localizan (tomando como referencia a esta última) a 240 millas naúticas (mn) de Cabo San Lucas, Baja California, a 365 mn de Mazatlán, Sinaloa, y a 309 mn de Manzanillo, Colima. El archipiélago es de origen volcánico, formándose a partir de la actividad orogénica de la falla de Clarión, una de las grandes fracturas geológicas del Pacífico americano. Es en Isla Socorro, la mayor del grupo, que se encuentra la base militar principal de la Secretaría de Marina de México en el archipiélago. Está formada casi en su totalidad de traquita y riolita peralcalina en su superficie (Bryan 1964). Isla Clarión, la más occidental (18° 22′ N y 114° 44′ W) mide aproximadamente 9 km por 3.5 km y su eje mayor está orientado de este a oeste y dista unas 214 mn de Isla Socorro. La morfología de su costa es generalmente de acantilados, con la excepción de Bahía Azufre (18° 21′ 30″ N y 114° 42′ 00″ W) y la parte este del Farallón de la Bandera (Fig. 1) donde el piso de lava está cubierto de coral muerto cerca de la orilla (principalmente *Pocillopora*). La erosión producida por el acarreo de material en la época de lluvias, por el oleaje sobre las rocas y los restos de ese coral han dado origen a la formación de las playas.

La fauna que habita el archipiélago es de particular interés zoogeográfico puesto que se encuentra en una zona de mezcla de faunas de origen indopacífico, californiana y la que se encuentra en la costa del Pacífico mexicano (Briggs 1974). Entre las Islas Revillagigedo, Cabo San Lucas y Cabo Corrientes, existe una fuerte convergencia de tres masas de agua: la corriente de California, la corriente Norecuatorial y el agua que sale del Golfo de California (Brusca y Wallerstein 1979). La corriente de California se prolonga hacia el sur hasta los 23°–25° N donde converge con el agua de origen ecuatorial (Reid et al. 1958). En su porción externa, el Golfo

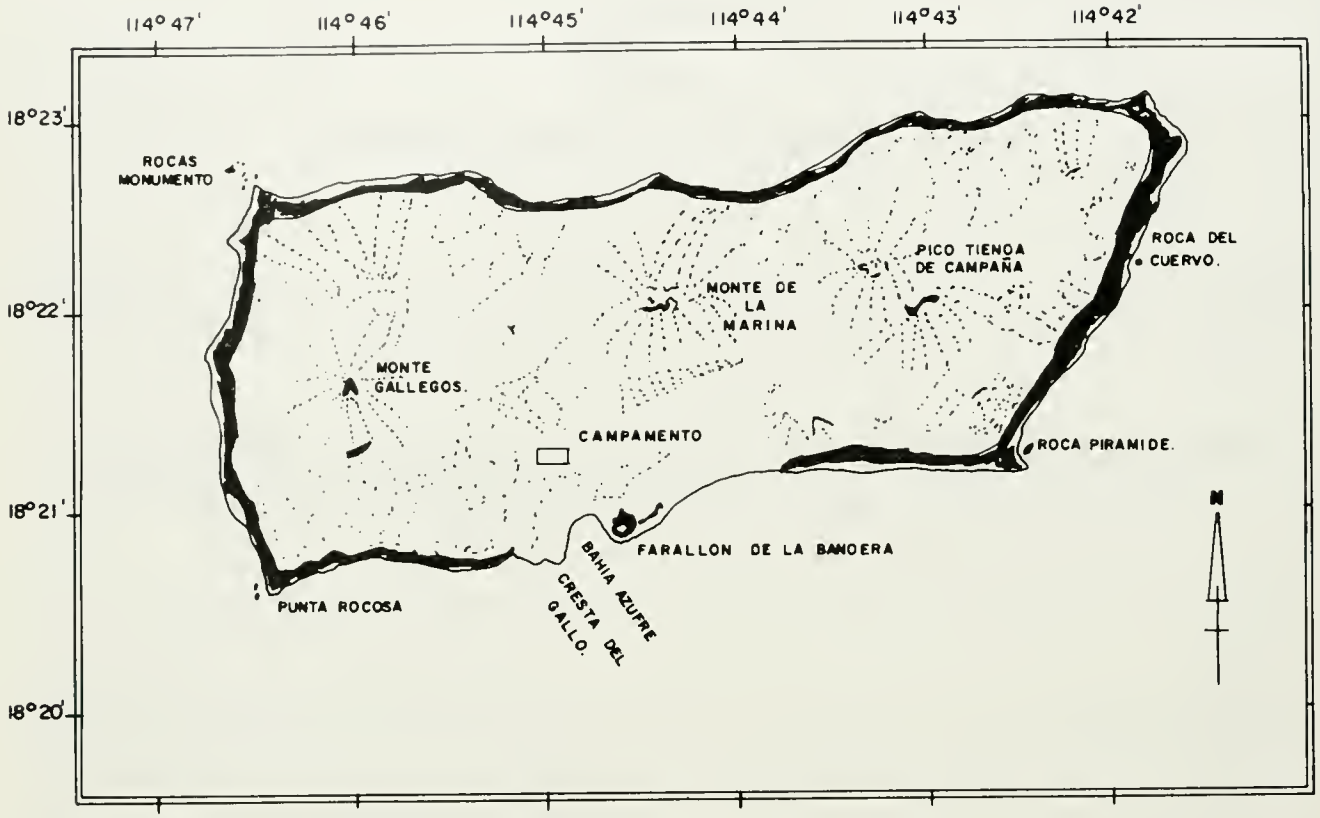


Figura 1. Isla Clarión, toponimia y ubicación de las áreas de estudio.

de California aumenta gradualmente su profundidad hacia la boca, donde se abre ampliamente al Pacífico con profundidades de hasta 3000 m (Calderón-Riverol y Ness 1987). Entre las aguas del Pacífico tropical mexicano y las del Golfo de California, se produce un intercambio que varía en intensidad según las estaciones; la corriente de entrada, procedente del Pacífico, sigue la ribera oriental del golfo y el reflujo tiene lugar por la ribera occidental (Roden y Groves 1959). Estas corrientes o flujos sirven de transporte para las larvas de estomatópodos y decápodos, y podrían ser el medio mediante el cual se han establecido en el archipiélago especies cuyas larvas han sido transportadas por la corriente de California desde el Golfo de California y las provincias mexicana y panámica.

MATERIAL Y METODO

Del 20 de junio al 6 de julio de 1982, una expedición realizada con el buque "Farías" de la Secretaría de Marina de México permaneció en Isla Clarión con el propósito de colectar material carcinológico en aguas someras. Las colectas se realizaron a mano en bahía Azufre y en la porción este del Farallón de la Bandera, al levantar rocas y romper coral muerto en la zona entre mareas y con trampas y buceo libre en aguas infralitorales (Fig. 2). Una segunda expedición, realizada a bordo del buque "Zacatecas," se llevó a cabo del 18 al 25 de enero de 1985 a la Isla María Madre, Nayarit, localizada más cerca de la costa mexicana, con el proposito de hacer un estudio comparativo de ambas faunas. En María Madre, se colectó en Punta del Morro, San Juan Papelillo, Punta Halcones y en Morelos, con la misma metodología de muestreo que en Isla Clarión.

RESULTADOS Y DISCUSION

El estudio del material recolectado en las dos expediciones nos permitió determinar 21 familias, 59 géneros y 89 especies de crustáceos estomatópodos y decápodos de aguas someras. De estas especies, 42 están presentes en Isla Clarión, 71 en Isla María Madre y 76 en el Golfo de California (Tabla 1).

Al comparar la carcinofauna de Clarión con la de María Madre y haciendo referencia a los trabajos que tratan la carcinofauna de la costa oeste de la Península de Baja California, del Golfo de California y del Pacífico de México (Garth 1960, Brusca 1980, van der Heiden y Hendrickx 1982, Wicksten 1983, Hendrickx y Wicksten 1987, Kim y Abele 1988, Villalobos-Hiriart et al. 1989), se observa que entre Clarión y el Golfo de California existe un 38.9% de especies en común. Esta proporción es mayor que la que existe entre Clarión y María Madre (26.7%). Como era de esperarse, la proporción de especies en común entre el Golfo de California y la Isla María Madre, es mucho mayor (72.2%).

Al analizar la distribución geográfica de la carcinofauna recolectada, observamos que 55 especies se presentan también del Golfo de California hacia Centro y Sudamérica: 2 hasta Costa Rica, 5 hasta Panamá, 9 hasta Colombia, 34 hasta Ecuador y 5 hasta Perú. Quince de ellas también se localizan en la costa oeste de Baja California y 12 se distribuyen más al norte de Isla Tiburón, en el Golfo de California. Seis especies son preferentemente insulares: *Automate dolichognatha*, *Panulirus penicillatus*, *Pachycheles biocellatus*, *Percnon abbreviatum*, *Synalpheus charon* y *Calcinus explorator*; estas dos últimas, también presentes en el extremo sur de la península de Baja California, son consideradas como insulares de acuerdo con el criterio de Garth (1960). *Panulirus penicillatus*

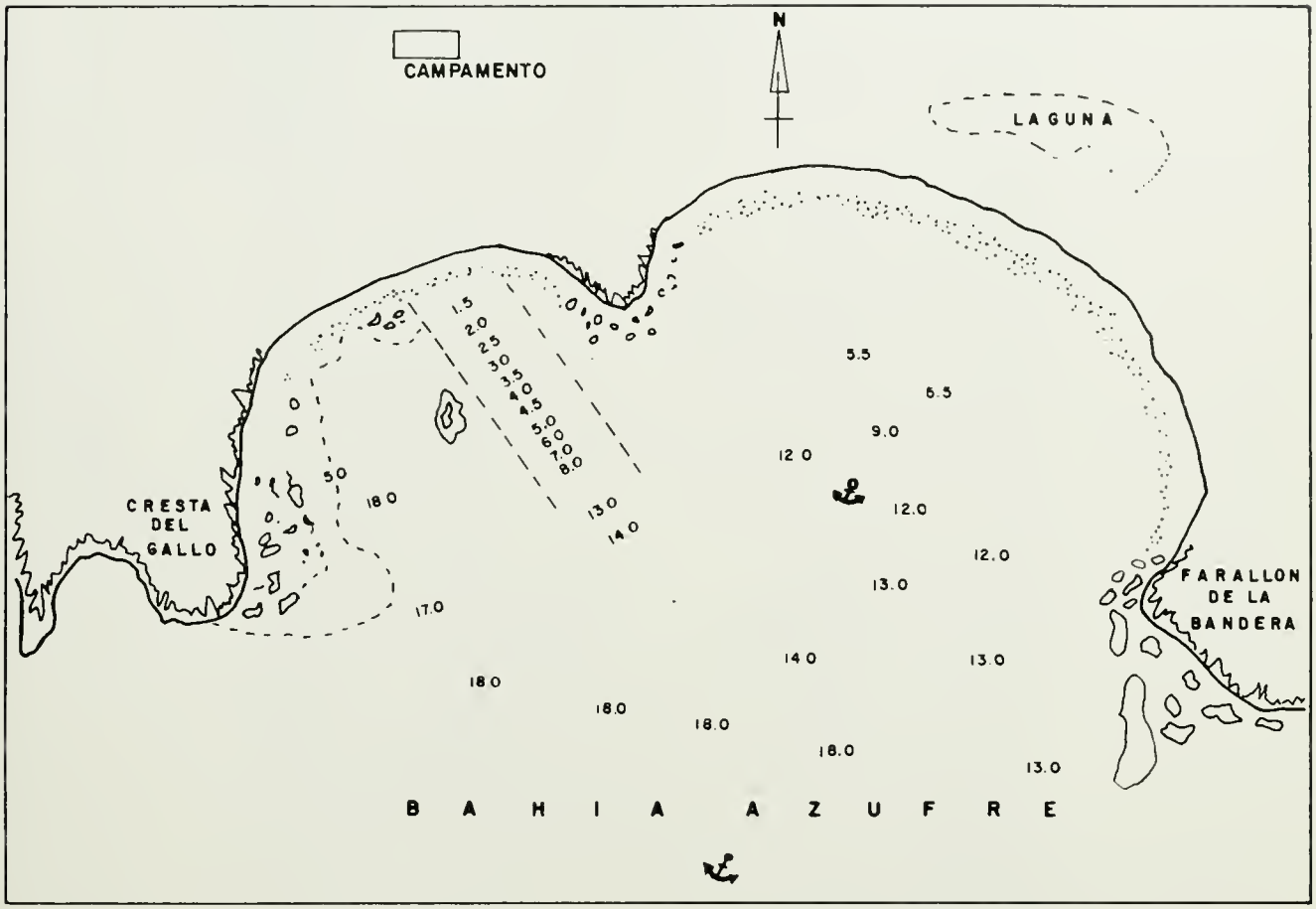


Figura 2. Bahía Azufre en Isla Clarión (los números indican la batimetría en metros).

tiene su límite norte en Mazatlán (Hendrickx 1985) y *Hepatella amica* en Isla Isabel, Nayarit. Otras dos lo presentan en las Islas Marías: *Pseudosquilla adiastalta* y *Corallianassa xutha*. Cinco especies presentan su límite sur en las Islas Marías y su límite norte más allá de Isla Tiburón (*Megalobrachium sinuimanus*, *Synalpheus goodei occidentalis* y *Eurypanopeus planissimus*). *Xanthodius hebes* tiene sus límites nortes en el Golfo y en la costa oeste de Baja California y *Petrolisthes crenulatus* también está presente en la costa oeste de Baja California. Otras siete especies tienen su límite sur en las costas de México: *Panulirus inflatus*, *Petrolisthes gracilis*, *P. lewisi lewisi*, *Herbstia camptacantha* y *Thoe sulcata sulcata* en la Bahía Tangola-Tangola, Oaxaca; *Calcinus californiensis* en Acapulco, Guerrero; y *Portunus xantusii mininus* en Manzanillo, Colima. Solamente nueve especies presentan una distribución amplia. De éstas, cinco tienen su límite sur en Chile: *Coenobita compressus* y *Acanthonyx petiverii* (desde Bahía Magdalena) *Geograpsus lividus* (desde Angel de la Guarda, Golfo de California); *Cronius ruber* (desde Isla Cedros, costa oeste de Baja California Norte) y *Grapsus grapsus* (desde Isla San Benito, también en la costa oeste de Baja California Norte). Las otras cuatro se distribuyen desde California, EE.UU., hasta Ecuador (*Mithrax denticulatus*), hasta Perú (*Palaemon ritteri*) o hasta Chile (*Pachygrapsus transversus* y *Planes cyaneus*). Cuatro especies se encontraron por primera vez en Isla Clarión: *Synalpheus townsendi mexicanus* y *Salmoneus serratidigitus*, conocidas sólo para el Golfo de California; *Eucinetops rubellula*, citada de isla Tortuga, costa oeste de Baja California Sur y de Mazatlán, Sinaloa; y *Percnon abbreviatum*, localizada en el Pacífico Este sólo en Isla Clipperton.

En síntesis, de las 42 especies que fueron recolectadas en Isla Clarión, 30 son de la Provincia Panámica y 4 poseen una distribución amplia. Tres especies que eran consideradas exclusivas del Golfo de California se encuentran por primera vez en las aguas someras del Archipiélago Revillagigedo. Tres especies, *Alpheus pacificus*, *Pachygrapsus minutus* y *Percnon abbreviatum*, de origen Indo-Pacífico, solamente están presentes en Clarión. *Xanthodius cooksoni*, una especie exclusivamente insular, no se presentó en María Madre. La distribución geográfica en las costas de México de las especies presentes en Isla Clarión refleja la influencia de las corrientes mencionadas anteriormente. En un principio, y a reserva de realizar una mayor cantidad de colectas en el archipiélago, se observa una mayor proporción de especies cuyo origen son las costas del Golfo de California y el Pacífico tropical mexicano.

AGRADECIMIENTOS

Nuestro más sincero reconocimiento al apoyo prestado por el Almirante Gilberto López Lira, Director General de Oceanografía Naval; al Contralmirante Luis D. Salastorrea Rengell, Director de Investigaciones Oceanográficas y al Capitán Pablo Limón Barbosa.

TABLA 1. Lista de las especies de crustáceos estomatópodos y decápodos de aguas someras presentes en Isla Clarión, Isla María Madre y que también se localizan en el Golfo de California y/o costa oeste de Baja California.

Especie	Clarión	María Madre	Golfo de California/ Baja California
Gonodactylidae Giesbrecht, 1910			
Gonodactylus stanschi Schmitt, 1940	—	X	—
Gonodactylus zacae Manning, 1972	X	—	X
Pseudosquillidae Manning, 1967			
Pseudosquilla adiastalta Manning, 1964	X	X	—
Palaemonidae Rafinesque, 1815			
Brachycarpus biunguiculatus (Lucas 1849)	X	X	X
Harpiliopsis depressus (Stimpson, 1860)	—	X	X
Macrobrachium americanum Bate, 1868	—	X[a]	X
Palaemon ritteri Holmes, 1895	—	X	X
Alpheidae Rafinesque, 1815			
Alpheus canalis Kim y Abele, 1988	—	X	X
Alpheus hebes Kim y Abele, 1988	X	X	X
Alpheus hyeyoungae Kim y Abele, 1988	—	X	X
Alpheus longinquus Kim y Abele, 1988	X	X	X
Alpheus lottini Guérin-Méneville, 1829	—	X	X
Alpheus pacificus Dana, 1852	X	—	—
Alpheus paracrinitus Miers, 1881	X	—	X
Alpheus sulcatus Kingsley, 1878	—	X	X
Alpheus umbo Kim y Abele, 1988	—	X	X
Automate dolichognatha De Man, 1887	—	X	X
Salmoneus serratidigitus (Coutière, 1896)	X	—	X
Synalpheus charon (Heller, 1861)	—	X	X
Synalpheus goodei occidentalis Coutière, 1909	—	X	X
Synalpheus nobilii Coutière, 1909	X	X	X
Synalpheus digueti Coutière, 1909	X	—	X
Synalpheus townsendi mexicanus Coutière, 1909	X	—	X
Hippolytidae Dana, 1852			
Lysmata galapagensis Schmitt, 1924	—	X	X
Lysmata trisetacea (Heller, 1861)	X	X	X
Callianassidae Dana, 1852			
Corallianassa xutha Manning, 1988	X	—	—
Palinuridae Latreille, 1803			
Panulirus inflatus (Bouvier, 1895)	—	X	X
Panulirus penicillatus (Olivier, 1791)	X	—	—
Coenobitidae Dana, 1815			
Coenobita compressus H. Milne-Edwards, 1837	—	X	X
Diogenidae Ortmann, 1892			
Calcinus californiensis Bouvier, 1898	—	X	X
Calcinus explorator Boone, 1931	X	—	X
Dardanus sinistripes (Stimpson, 1858)	—	X	X
Porcellanidae Haworth, 1825			
Megalobrachium sinuimanus (Lockington, 1878)	—	X	X
Pachycheles biocellatus (Lockington, 1878)	X	X	X
Petrolisthes crenullatus Lockington, 1878	—	X	X
Petrolisthes edwardsii (De Saussure, 1853)	X	X	X
Petrolisthes gracilis Stimpson, 1858	—	X	X
Petrolisthes haigae Chace, 1962	X	X	X
Petrolisthes lewisi austrinus Haig, 1960	—	X	X
Petrolisthes lewisi lewisi (Glassell, 1936)	—	X	X
Petrolisthes nobilii Haig, 1960	—	X	X
Petrolisthes tonsorius Haig, 1960	X	X	X
Dynomenidae Ortmann, 1892			
Dynomene ursula Stimpson, 1860	—	X	X
Calappidae De Haan, 1833			
Hepatella amica Smith, 1869	—	X	—

TABLA I (*Cont.*).

Especies	Clarión	María Madre	Golfo de California/ Baja California
Majidae Samouelle, 1819			
Acanthonyx petiverii Milne-Edwards, 1834	—	X	X
Eucinetops rubellula Rathbun, 1923	X	—	X
Herbstia camptacantha (Stimpson, 1860)	—	X	X
Herbstia tumida (Stimpson, 1871)	X	X	X
Microphrys platysoma (Stimpson, 1860)	X	X	X
Mithrax denticulatus Bell, 1835	—	X	X
Pitho picteti (De Saussure, 1853)	—	X	X
Pitho sexdentata Bell, 1835	X	—	X
Teleophrys cristulipes Stimpson, 1860	X	—	X
Thoe sulcata sulcata Stimpson, 1860	X	X	X
Parthenopidae MacLeay, 1838			
Aethra scutata Smith, 1869	—	X	—
Dairidae Ng y Rodríguez, 1986			
Daira americana Stimpson, 1860	X	X	X
Portunidae Rafinesque, 1815			
Cronius ruber (Lamarck, 1818)	—	X	X
Portunus xantusii minimus Rathbun, 1898	—	X	X
Xanthoidea MacLeay, 1838			
Acidops fimbriatus Stimpson, 1871	—	X	—
Cataleptodius occidentalis (Stimpson, 1871)	X	—	X
Cycloxanthops vittatus (Stimpson, 1860)	X	—	X
Domecia hispida (Eydoux y Souleyet, 1841)	—	X	—
Eriphia squamata Stimpson, 1859	—	X	X
Eurypanopeus planissimus (Stimpson, 1860)	—	X	X
Eurypanopeus planus (Smith, 1869)	—	X	X
Liomera cinctimana (White, 1847)	X	X	X
Lophoxanthus lamellipes (Stimpson, 1860)	X	X	X
Microcassiope xantusii xantusii (Stimpson, 1871)	X	X	X
Ozius perlatus Stimpson, 1860	X	X	X
Paractaea sulcata (Stimpson, 1860)	—	X	X
Paraxanthias insculptus (Stimpson, 1871)	—	X	X
Pilumnus pigmaeus Boone, 1927	—	X	X
Platyactaea dovii (Stimpson, 1871)	—	X	X
Platypodiella rotundata (Stimpson, 1860)	X	X	X
Trapezia ferruginea Latreille, 1825	—	X	X
Trapezia digitalis Latreille, 1825	—	X	X
Xanthodius cooksoni (Miers, 1877)	X	—	—
Xanthodius hebes Stimpson, 1860	—	X	X
Xanthodius stimpsoni (A. Milne-Edwards, 1879)	—	X	X
Grapsidae MacLeay, 1838			
Geograpsus lividus (Milne-Edwards, 1837)	X	X	X
Grapsus grapsus (Linnaeus, 1758)	X	X	X
Pachygrapsus minutus A. Milne-Edwards, 1837	X	—	—
Pachygrapsus transversus (Gibbes, 1850)	X	X	X
Planes cyaneus Dana, 1852	X	—	X
Percnon abbreviatum (Dana, 1851)	X	—	—
Percnon gibbesii (Milne-Edwards, 1853)	X	X	X
Gecarcinidae MacLeay, 1838			
Gecarcinus planatus Stimpson, 1860	X	X	—
Ocypodidae Rafinesque, 1815			
Ocypode occidentalis Stimpson, 1860	—	X	X
Cryptochiridae Paulson, 1875			
Hapalocarcinus marsupialis Stimpson, 1859	—	X	—

[a]Solo presente en Isla María Magdalena.

Al Teniente de Navío Pablo Guerrero Salazar, Comandante de la Unidad 16 en Isla María Madre por las facilidades y atenciones recibidas. A la Secretaría de Gobernación por el permiso de permanecer en la Isla María Madre, Nayarit.

LITERATURA CITADA

Brian, W. B. 1964. Relative abundance of intermediate members of the oceanic basalt–trachyte association: Evidence from Clarion and Socorro Islands, Revillagigedo Islands, Mexico. Journal of Geophysical Research 69:3047–3049.

Briggs, J. C. 1974. Marine Zoogeography. McGraw-Hill, New York, U.S.A.

Brusca, R. C. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. 2a. Ed. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, U.S.A.

Brusca, R. C., y B. R. Wallerstein. 1979. Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow water zoogeography of the area. Bulletin of the Biological Society of Washington 3:67–105.

Calderón-Riverol, G., y G. E. Ness. 1987. Atlas/Memoria del Levantamiento Geofísico de la Zona Económica Exclusiva y Margen Continental Oeste de México. Gravedad, Magnetismo y Batimetría. Dirección General de Oceanografía Naval de la Secretaría de Marina de México, México, D.F., México.

Garth, J. S. 1960. Distribution and affinities of the brachyuran Crustacea. Baja California Symposium. Systematic Zoology 9:105–123.

Hendrickx, M. E. 1985. Diversidad de los macroinvertebrados bentónicos acompañantes del camarón en el área del Golfo de California y su importancia como recurso potencial. Pp. 95–148 *in* A. Yáñez Arancibia (ed.). Recursos Pesqueros Potenciales de México: La Pesca Acompañante del Camarón. PUAL/ICML/UNAM/PESCA, México, D.F., México.

Hendrickx, M. E., y M. K. Wicksten. 1987. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, México. VIII. Additional report on the caridean Crustaceans. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 14: 13–20.

Kim, W., y L. G. Abele. 1988. The snapping shrimp genus *Alpheus* from the eastern Pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Smithsonian Contributions to Zoology 454:1–119.

Reid, J. L., G. I. Roden, y J. G. Wyllie. 1958. Studies of the California Current system. Pp. 28–56 *in* Progress Reports of the California Cooperative Oceanic Fisheries Investigations, 1 July 1956 to 1 January 1958, CALCOFI.

Roden, G. I., y G. W. Groves. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. Journal of Marine Research 18:10–35.

Sverdrup, H. U., M. W. Johnson, y R. H. Fleming. 1970. The Oceans, Their Physics, Chemistry and General Biology. Prentice Hall, New York, U.S.A.

Van der Heiden, A. M., y M. E. Hendrickx. 1982. Inventario de la fauna marina y costera del sur de Sinaloa, México, Mazatlán. 2o Informe Técnico. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlán, Sinaloa, México.

Villalobos-Hiriart, J. L., J. C. Nates-Rodríguez, A. Cantú-Díaz Barriga, M. A. D. Valle-Martínez, P. Flores-Hernández, E. Lira-Fernández, y P. Schmidtsdorf-Valencia. 1989. Listados faunísticos de México. I. Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las islas del Golfo de California, México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

Wicksten, M. K. 1983. A monograph on the shallow water caridean shrimps of the Gulf of California, México. Allan Hancock Foundation Monographs in Marine Biology 13:1–59.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 20 1 November 1992

Distribution and Zoogeographic Affinities of Decapod Crustaceans of the Gulf of California, Mexico

Michel E. Hendrickx

Estación Mazatlán, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 811, Mazatlán, Sinaloa 82000, México.

ABSTRACT.—From 1979 to 1986, large series of specimens of decapod crustaceans were obtained from intertidal and shallow-water habitats of the Gulf of California to a depth of about 125 m. Approximately 65,000 specimens, representing 383 species and subspecies, were gathered. This collection plus an extensive review of the literature enabled a compilation of all 530 species known from the entire Gulf: 22 Penaeoidea, 112 Caridea, 13 Thalassinidea, 6 Palinura, 108 Anomura, and 269 Brachyura. For each species, the following information was obtained and analyzed: (1) a list of all reported collecting localities, (2) for non-endemics, the range outside the Gulf (throughout the eastern Pacific), and (3) the principal habitats, including depth ranges for offshore species.

Gulf of California species were found in the following habitats: coastal lagoons/estuaries, 43 species (8.1%); sandy beaches, 12 species (2.3%); rocky shores, including coral reefs, 142 species (26.8%); continental shelf, 318 species (60.1%). The last are stratified bathymetrically: shore to 40 m, 162 species; 40 to 90 m, 131 species; >90 m, 25 species. Among the intertidal fauna, there is a sharp decrease of the number of tropical species in the northern Gulf. Similarly, only 35% of the Gulf's coastal lagoon/estuary species are found in the northern Gulf. The epibenthic water temperature on the shelf does not change dramatically from summer to winter, and the tropical fauna associated with this habitat extends much farther north than that associated with other habitats.

Some 75.7% of the Gulf of California's decapod species show a clear tropical affinity. The endemic component varies from 11% (southern Gulf only) and 17% (central Gulf only) to 22% (northern Gulf only) and is 15.3% for the entire Gulf. About half of these endemic species are broadly distributed within the Gulf. If endemic is defined as restricted to an extended Cortez Province, including the Cabo San Lucas–Magdalena Bay portion of Baja California, the percentage of endemism increases to 17.5%. A larger Mexican Province should be considered, from Magdalena Bay and the whole Gulf of California south to a southern limit yet to be defined.

RESUMEN.—A pesar del hecho que se encuentra localizado en el extremo noreste de la región del Pacífico este tropical y que se extiende al norte, hacia latitudes subtropicales, el Golfo de California constituye un cuerpo de agua remarcable, ya que esta casí totalmente protegido de la influencia de las masas y corrientes de aguas temperadas. Las afinidades zoogeográficas de la fauna marina del Golfo de California han sido sujeto de muchos estudios, algunos muy extensos, otros no. De 1979 a 1986, una gran serie de especímenes de crustáceos decápodos fueron obtenidos de aguas intermareales y someras hasta aproximadamente los 125 m en el Golfo de California. Aproximadamente 65,000 especímenes, representando 383 especies y subespecies, fueron obtenidos. Estos resultados, combinados con una extensa revisión de la literatura relacionada con el Pacífico este, llevó a la compilación de todas las especies conocidas para el Golfo, totalizándose 530 especies: 22 Penaeoidea, 112 Caridea, 13 Thalassinidea, 6 Palinura, 108 Anomura, 269 Brachyura. Para cada especie, la siguiente información fue obtenida y analizada: (1) la lista de las localidades de colecta conocidas para el Pacífico este, (2) para las especies no endémicas, su distribución fuera del Golfo de California, en el Pacífico este, y (3) su habitat principal, incluyendo intervalo de profundidad en el caso de especies profundas.

Considerando los principales habitats ocupados por las especies del Golfo de California, los resultados fueron los siguientes: lagunas costeras/estuarios, 43 especies (8.1%); playas arenosas, 12 especies (2.3%); litoral rocoso, incluyendo arrecifes de coral, 142 especies (26.8%); plataforma continental, 318 especies (60.1%), con una zonación batimétrica bien marcada (de la linea de costa a 40 m, 163 especies; 40 a 90 m, 131 especies; >90 m, 25 especies). La temperatura del agua y la temperatura del aire durante el invierno tienen una fuerte influencia en la fauna intermareal. Para esta fauna, se observa una marcada reducción en el número de especies tropicales en el norte comparativamente con el sur. De manera similar, sólo el 35% de las especies de las lagunas costeras/estuarios se encuentran en la parte norte. Para las especies no intermareales, el patrón de la temperatura del fondo durante los períodos de verano e invierno no muestran cambios dramáticos y la fauna tropical, consecuentemente, se distribuye más al norte.

Las afinidades zoogeográficas de los decápodos del Golfo fue analizada y existe una indudable influencia de la fauna tropical en todo el Golfo, y el 75.7% de las especies presentan una afinidad claramente tropical. La componente endémica varia de 11% (sur del Golfo sólamente) a 17% (sólamente el Golfo central) y hasta 22% (norte del Golfo sólamente) y es de 15.3% considerando todo el Golfo. Aproximadamente la mitad de estas especies son ampliamente distribuidas en el Golfo. Una "Provincia de Cortéz" extendida, incluyendo la sección Bahía Magdalena–Cabo San Lucas, tendría una proporción ligeramente mayor de especies endémicas (17.5%). Se sugiere considerar una Provincia Mexicana más amplia, extendiéndose desde Bahía Magdalena, incluyendo todo el Golfo de California, y cuya limite sur está por definirse.

INTRODUCTION

The Pacific coast of the Americas extends from the Arctic to about 56°S. The northeast Pacific temperate region includes two subregions, one cold (including the Aleutian and Oregonian provinces), one warm (the Californian or San Diego Province). In the southern hemisphere the temperate region also comprises two subregions, one warm (Peru–Chile and Juan Fernandez provinces), one cold, extending south of Chiloe Island (Briggs 1974, Vermeij 1978, Brusca and Wallerstein 1979).

Between these two temperate regions lies a relatively wide tropical region referred to as the eastern tropical Pacific or Panamic Region. This tropical region is generally viewed as extending from Magdalena Bay, Baja California, Mexico, to the area of Paita, Peru, thus covering aproximately 30 degrees of latitude (Garth 1960, Vermeij 1978, Brusca 1980, Hendrickx 1984, Hendrickx and Salgado-Barragán 1989).

Briggs (1974) considered the Gulf of California as part, together with the San Diego Province, of a warm temperate subregion: the Californian Province. However, many authors have noted strong affinity between the faunas of the Gulf of California and tropical eastern Pacific (Rosenblatt 1974, Vermeij 1978, Brusca and Wallerstein 1979, Brusca 1980, Wicksten 1983, Hendrickx 1984, Hendrickx and Salgado-Barragán 1989). Zoogeographic affinities of the decapod crustaceans of the Gulf of California as a group have not yet been reviewed. Brachyuran crabs were studied successively by Glassell (1934) and Garth (1960), but since these studies were completed a vast amount of information on crabs and other decapods groups has accumulated.

Coastal environmental conditions in the Gulf of California are relatively well documented. Variations between minimum and maximum air and water temperatures are sometimes impressive, and this may affect the settling and survival of many species. Air temperature in the northern Gulf may vary up to 30°C between summer and winter, a seasonal thermic stress for intertidal species all the stronger because of very wide tidal range in this area (over 7 m at Puerto Peñasco, Sonora). Onshore water temperature is usually between 10° and 12°C in winter but may drop to 8°–9°C during cold winters and in exceptional cases fall to 4°C in tidepools (Brusca 1980), provoking occasional massive die-off of the most sensitive species. In the southern Gulf, much lower air/water temperature variations combined with much smaller tidal amplitude favor the establishment and survival of tropical species. Minimum air temperature, in exceptional cases, may drop below 12°C, and minimum onshore water temperatures are around 18°–20°C. Owing to insolation almost all year round, inshore waters (coastal lagoons and shallow well-protected bays) frequently experience water temperatures much higher than does the adjacent Gulf, and this is believed to favor the establishment of tropical species that depend on currents for their dispersal. Indeed, during exceptionally warm years (e.g., during an El Niño anomaly), southern warmer surface waters invade the Gulf (Lara-Lara et al. 1984, Baumgartner and Christensen 1985, Robles and Marinone 1987), and southern tropical plankton extends farther than during cold years (Lara-Lara et al. 1984, Cortés-Altamirano 1988, Lavaniegos-Espejo et al. 1989), as it does along the Baja California/California coast (McGowan 1985, Newman and McConnaughey 1987). Epibenthic water temperatures on the shelf—those most likely to affect benthic species distributions—have seldom been measured in the Gulf (Hendrickx et al. 1984), and good series of data are not available.

This paper presents the results of an analysis of the shallow-water (0 to 200 m) decapod crustacean fauna of the Gulf of California, the distribution of each species, and its zoogeographic affinities.

METHODS

A review of the literature on decapod crustaceans of the eastern Pacific was complemented by the examination of about 65,000 specimens of decapods collected from 1978–1986 throughout the Gulf of California and south to Jalisco. During the course of this research, a number of new species were described, various taxonomic changes were published, and many new distribution records were reported (see Hendrickx 1986, 1987, 1989, 1990a, Hendrickx et al. 1990, Wicksten and Hendrickx 1991). All in all, 37 species were found for the first time in the Gulf, and the previously known distribution limit of 102 species known from the Gulf was modified. All material is deposited in the crustacean reference collection of the Estación Mazatlán. Type material and other specimens were also studied at institutions in the United States and Europe (Scripps Institution of Oceanography, San Diego; Smithsonian Institution, Washington, D.C.; Muséum national d'Histoire naturelle, Paris; Museum van Natuurlijke Historie, Leiden).

Information from these studies was used to prepare a list of all species of decapod crustaceans known from marine or brackish shallow-water habitats (to about 200 m depth) in the Gulf of California and a distribution map for each species, including all known collection localities in the eastern Pacific. For the purpose of this study, the Gulf of California was divided into three areas of aproximately the same latitudinal extent: the upper or northern Gulf, including islas Tiburon and Angel de la Guarda; the central Gulf, south to Isla Carmen and Rio Fuerte, and the lower or southern Gulf, extending to Cabo San Lucas and Punta Mita, thus including the mouth of the Gulf (see Hendrickx 1986).

Water temperature and oxygen concentration data for Gulf of California offshore waters were obtained during two series of oceanographic cruises: the SIPCO cruises, covering the southeastern part of the Gulf (April 1981, August 1981, January 1982; Hendrickx et al. 1984), and the CORTES cruises (May 1982, March 1985, August 1985), covering the whole Gulf from Roca Consag to Arena Bank (west coast) and Punta Mita (east coast) (Hendrickx 1982, 1985a,b). These data, available for the inner shelf (to 40 m depth), the intermediate shelf (40 to 90 m depth), and the lower shelf (deeper than 90 m and to the outer limit of the shelf), were measured near bottom with reversing thermometers and were used to evaluate the impact of epibenthic temperature on the distribution of shelf species.

PROBLEMATIC SPECIES

Many species have been collected only once or a few times throughout the entire eastern tropical Pacific. The zoogeographic affinities of these species are difficult to assess. In general, these problematic species were poorly described or are difficult to separate from other closely related species, are very small and often overlooked, and/or occupy a difficult-to-sample habitat. This is the case for almost all species of Pinnotheridae, many species of *Callianassa*, and of several species of hermit crabs (particularly in the genera *Paguristes* and *Pagurus*). Small species of caridean shrimps and several species of the families Xanthidae and Goneplacidae are also difficult to recognize, because of their small size or because they belong to species complexes not yet well understood.

Some well-known species commonly found throughout the Gulf of California (e.g., *Oediplax granulata*, *Gonopanope areolata*, *Epialtus sulcirostris*) are also known from just one locality outside of this area. A single record outside the Gulf technically disqualifies a species as an endemic, but a unique isolated extra-Gulf record might represent a label or identification error. Because collections

south of the Gulf are so rare, however, an isolated record for a given species may also be accurate. Many new species have been added to the Gulf of California's endemic decapod crustacean fauna in recent years. For the majority of these, only a few localities are so far known. Future collections to the south could eventually modify the proportion of endemics known from the Gulf, as they have already (Garth 1960).

EPIBENTHIC TEMPERATURES ON THE CONTINENTAL SHELF

Latitudinal variations in epibenthic temperature are smaller than might be expected given that the Gulf extends northward to 31° N. Although the maximum annual variation observed throughout the sampling period at one collecting station was 16°C, this was quite exceptional and occurred in shallow shelf waters (depth around 30–40 m). Minima, even in the winter, were always above 12.4°C and often above 15°C. The broadest temperature ranges occasionally observed at some sampling stations (e.g., 16°C) were the result of very high summer temperatures rather than very low winter temperatures, even in the northern Gulf (Figs. 1, 2 and 3).

Temperature distribution charts for three periods of the year (January–March, April–May, and August; Figs. 1, 2, and 3) lead me to conclude that (1) annual bottom temperature variations are, in general, small, and latitudinal variations at any given depth are also surprisingly small (compare southern Gulf temperatures vs. northern Gulf temperatures); (2) the winter minima range between 12.4° and 18.0°C, even in the outer portion of the shelf (depth 90 to 110 m); (3) thermic stress is possible during the summer (August; Figs. 1c, 2c, and 3c) in the northern Gulf, where bottom temperatures of

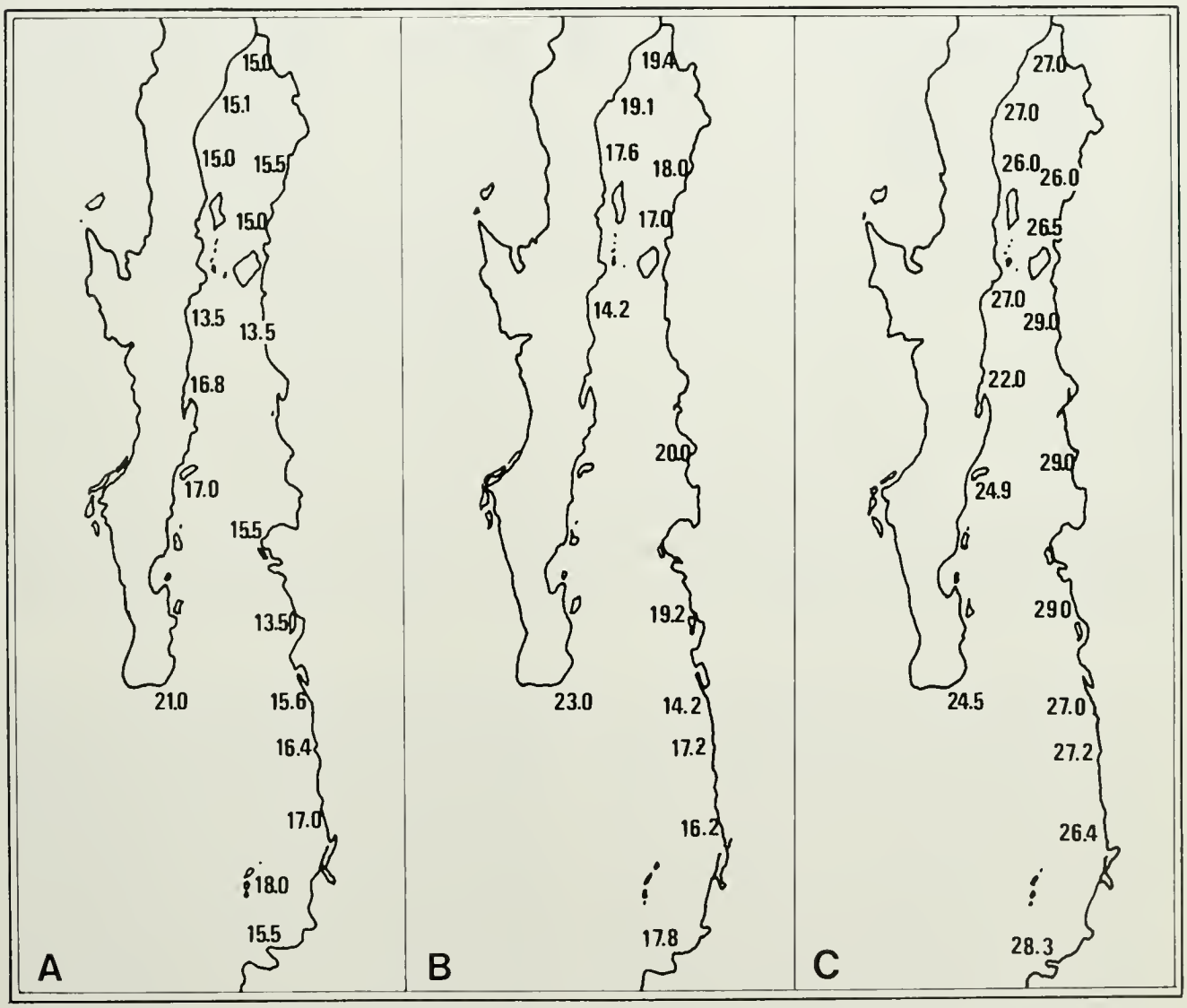


Figure 1. Epibenthic water temperatures (reversing thermometers), 30 to 40 m. Data are from the SIPCO and CORTES cruises in the Gulf of California, Mexico. A, January–March; B, April–May; C, August.

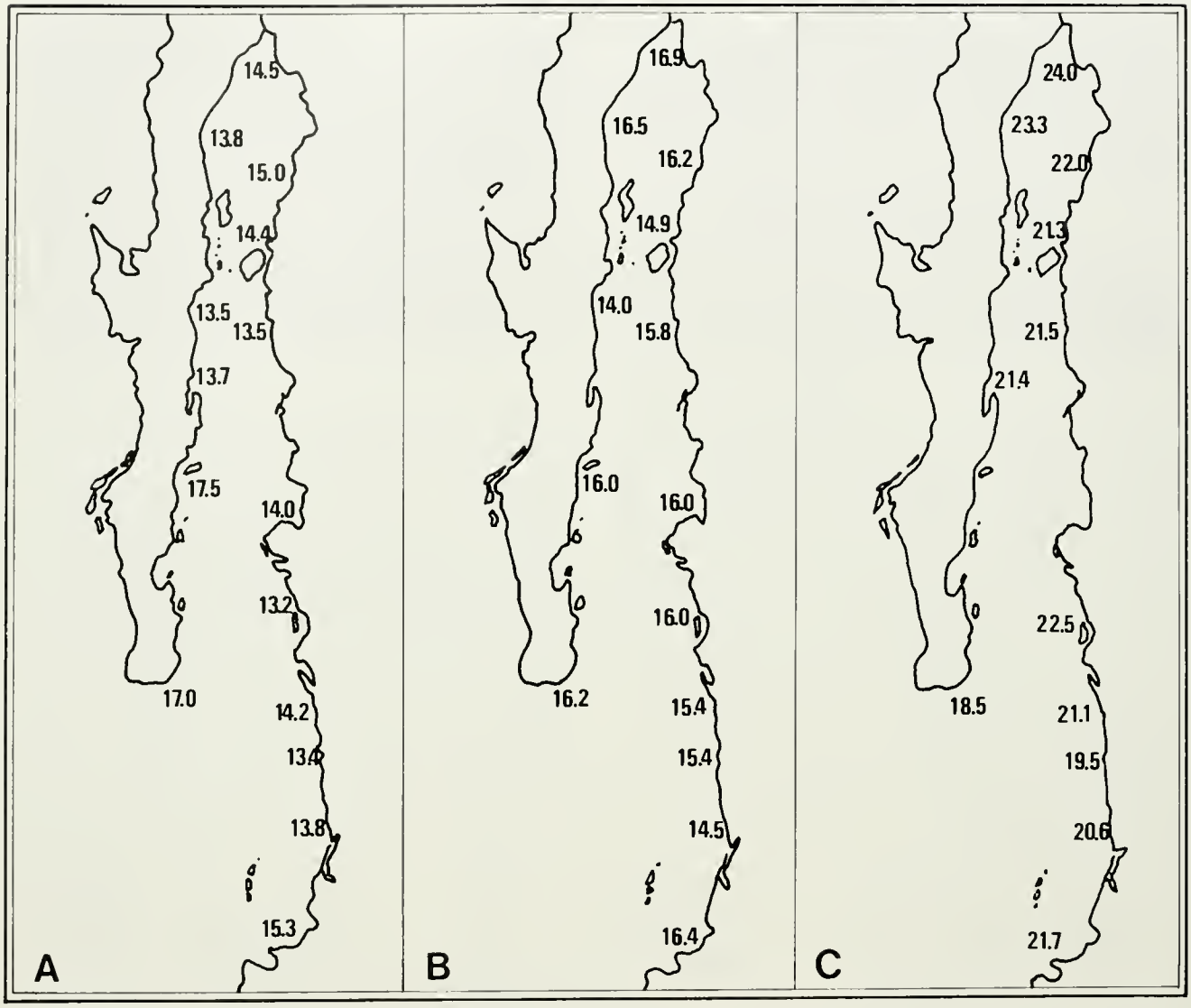


Fig. 2. Epibenthic water temperatures (reversing thermometers), 60 to 75 m. Data are from the SIPCO and CORTES cruises in the Gulf of California, Mexico. A, January–March; B, April–May; C, August.

26.0°–27.0° C were recorded around 30–40 m depth, and were still as high as 23°–24°C between 70 and 120 m depth (higher than in the central and southern Gulf). Although local anomalies such as upwellings and strong tidal mixing may occasionally modify this scheme (see Parker 1963, Sokolov 1973, Maluf 1983, Badan-Dagon et al. 1985), it appears that bottom water temperature on the shelf presents a certain homogeneity that could be reflected at the level of species or species-group distributions.

In some areas of the Gulf of California, in particular in the southeast, entire sections of the outer shelf, and sometimes of the intermediate shelf, suffer a notable lack of dissolved oxygen (Parker 1963, Hendrickx et al. 1984). Oxygen concentrations below 90 m depth are always low, usually around 2.8 ml/l, often below 1.5 ml/l, and occasionally below 0.6 ml/l (Hendrickx 1982, 1985a,b). Still lower values are found off the coast of southern Sinaloa, where minima under 1.0 ml/l are consistently found below the 75 m bathycline, except in August (Hendrickx et al. 1984).

NUMBERS AND HABITATS OF SPECIES

To date, 530 species and subspecies of shallow-water decapods have been reported from the marine and brackish waters of the Gulf of California. In comparison, Wicksten (1980) registered 158 species for southern California, Williams (1984) reported 388 species for the continental shelf (to 190 m) of the east coast of the U.S.A. from Maine to Florida (north of Cape Canaveral), and Abele and Kim (1986) reported 708 species for the entire Florida coast, including some species found below 150 m (Table 1). It is also interesting to compare this number to those obtained previously in the Gulf of California. This study reports the highest number of species yet known for virtually every group of decapod crustaceans: Penaeoidea, 22 species; Caridea, 112 species; Thalassinidea, 13 species (excluding *Callianassa*); Palinura, 6 species; Anomura, 108 species; Brachyura, 269 species (Table 1).

Species of decapod crustaceans were associated with the

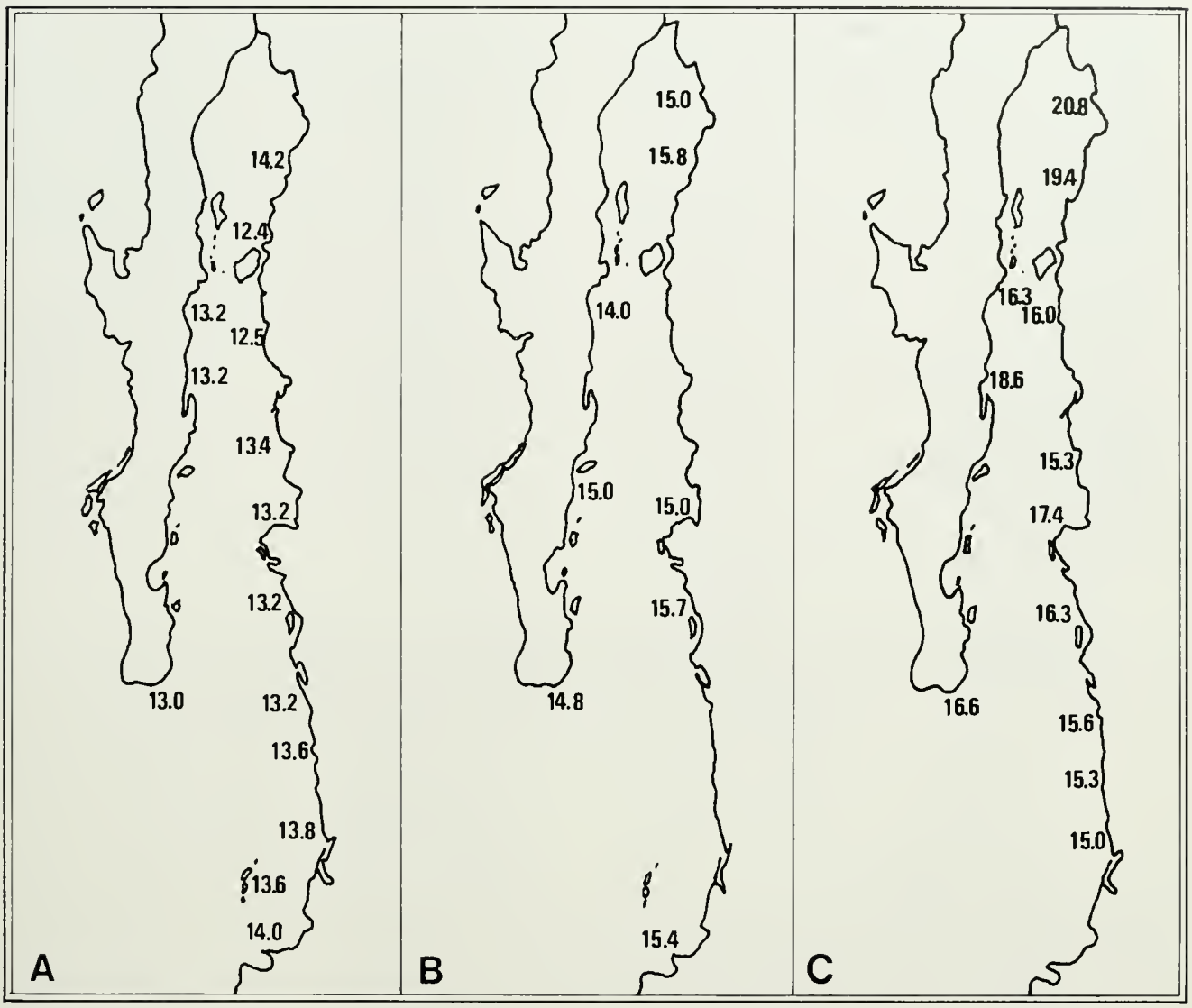


Fig. 3. Epibenthic water temperatures (reversing thermometers), 90 to 110 m. Data are from the SIPCO and CORTES cruises in the Gulf of California, Mexico. A, January–March; B, April–May; C, August.

habitats where they most frequently are found, are most abundant, or both. Over 60% of the species are found exclusively on the continental shelf (Table 2). These shelf species are less accessible to sampling than are intertidal species and hence are less well known. Many new species of this habitat have been discovered in recent years. The highest numbers of species are found on the inner shelf (162 species, 31%) and on the intermediate shelf (131 species, 25%), while the fauna of the outer shelf is poor (25 species, less than 5%), presumably because of the low bottom oxygen concentration at that depth along the eastern coast. Only 197 species (37%) are exclusively or predominantly found in the sandy (12 species) or rocky (142 species) intertidal or in very shallow inshore water (43 species). One species is terrestrial but never found in coastal lagoons, and two species are predominantly pelagic; the habitat of another 12 species is not yet clearly defined for lack of adequate collection data (Table 2).

ENDEMIC SPECIES

The endemic species number 81 (15.3% of total): 42 brachyuran crabs, 14 shrimps, 22 anomurans, and 3 species of *Upogebia* (Tables 3 and 4). These 81 species can be categorized as "rare" (known from 3 or fewer localities; Table 4) or "common" (known from more than 3 localities; Table 5). The "rare" species are mostly small, easily overlooked in samples, or infrequently studied. Among these 41 "rare" species are 10 recently described or undescribed species. Seven of these 41 are found throughout the Gulf, three are found both in the central and southern Gulf, and one occurs in the northern and central Gulf. The remaining 29 "rare" species are known from only one part of the Gulf: 12 in the north, 11 in the center, and 6 in the south. Of the 40 "common" species, most are widely distributed in the Gulf. Thirteen are known throughout the Gulf, 14 from the central and northern (8 species) or southern (6

TABLE 1. Comparative analysis of reported decapod fauna (major groups and totals) for the Gulf of California and from some other geographic areas of the world (number of species reported) (modified from Hendrickx 1987).

Geographic area	Penaeoidea	Caridea	Thalassinoidea	Palinura	Anomura	Brachyura	Total	Reference
Gulf of California[a]	—	—	—	—	—	244	244	Garth (1960)
Gulf of California[b]	6	5	3	0	36	60	110	Parker (1963)
Gulf of California[c]	14	25	7	3	52	67	168	Brusca (1980)
Gulf of California	—	77	—	—	—	—	77	Wicksten (1983)
Gulf of California[d]	20	38	3	5	81	201	348	Rodriguez de la Cruz (1987)
Gulf of California[e]	22	112	13	6	108	269	530	Present study
Panama (Pacific)[f]	2	40	9	0	37	78	166	Abele and Kim (1976)
Peru[g]	27	42	—	—	—	—	—	Mendez (1981)
Maine to Florida[h]	19	81	8	5	51	174	388	Williams (1984)
Florida	34	168	24	11	123	348	708	Abele (1986)
West Africa	—	—	—	—	—	218	218	Manning and Holthuis (1981)

[a]Up to and including Magdalena Bay, Baja California (west coast).
[b]Includes deep-water species.
[c]Mostly intertidal species.
[d]Includes some deep-water and pelagic species (> 150 m).
[e]Species of *Callianassa* not included.
[f]Continental shelf not included.
[g]Includes some pelagic or deep-water species.
[h]To 190 m depth.

TABLE 2. Number of species (and subspecies) of decapod crustaceans present in habitats encountered in the Gulf of California, Mexico. Species are classified according to their prevailing habitat.

	Penaeoidea	Caridea	Thalassinoidea	Palinura	Anomura	Brachyura	Total
Coastal systems							
Sandy beach	0	0	0	0	8	4	12
Rocky shores	0	30	3	4	38	67	142
Coastal lagoons and estuaries	1	10	2	0	3	27	43
Continental shelf							
Inner shelf (to 40 m)	9	54	6	1	22	70	162
Midshelf (40 to 90 m)	11	9	0	1	27	83	131
Outer shelf (> 90 m)	1	7	1	0	8	8	25
Total	22	110	12	5	106	259	
Habitat unknown	0	2	1	0	2	7	12
Pelagic or terrestrial	0	0	0	0	0	3	3
Total	22	112	13	5	108	269	530

species) Gulf, 7 from throughout the Gulf except in the southeast, and 6 from the southern Gulf only (Table 4).

Most of the endemic species have been only recently described (17.3%) or are difficult to recognize or sample (up to 35 species, 43.2%) (see Tables 3 and 4). Future sampling in southern latitudes will probably reveal some of these rare or poorly known Gulf endemics. Because over 40% of the endemics are shelf species, the lack of consistent sampling on the continental shelf from Banderas Bay, Mexico, to Costa Rica is certainly significant in this respect (see Hendrickx and Salgado-Barragán 1991). Even some important fishing grounds, such as the Gulf of Tehuantepec, have seldom been explored by research vessels (see Sosa-Hernandez et al. 1980). The continental shelf between the Gulf of California and the Gulf of Tehuantepec is very narrow and irregular, and the shore is predominantly rocky, dissected by few major estuaries. A tropical fauna of both estuaries and the rocky intertidal appears to be well distributed in this section (see Hendrickx 1988, Salcedo-Martínez et al. 1988, Nates-Rodriguez 1989, Schmidtsdorf-Valencia 1990, Alvarez del Castillo et al., this volume) but there are no comprehensive reports on the shelf fauna.

The degree of endemism recorded herein (15.3%) is one of the lowest ever reported for the Gulf's decapod crustacean fauna. Previous reports were as follows: Brachyura, 32% (Garth 1960); Caridea, 18.97% (Carvacho and Ríos 1982) and 7.9% (Wicksten 1983); Porcellanidae, 40% (Carvacho 1980). Stomatopods have a particularly low degree of endemism (7.7%; Hendrickx and Salgado-Barragan 1991).

SPECIES RANGING NORTHWARD

Species found both in the Gulf of California and farther north belong to two categories: (1) species typical of the Gulf of California that extend northward along the Baja California and/or California coast, where they are less common and/or less abundant than in the Gulf, and (2) species typical of the Californian Province but also entering the Gulf. In the first category there are 37 species, in the second only 19 (Table 5). In some cases the subdivision into these two categories appears somewhat arbitrary; however, it is interest-

TABLE 3. Species of decapod crustaceans endemic to the Gulf of California and known from only one to three localities (41 species).

Chacella kerstitchi	*Portunus guaymasensis*
Chacella tricornuta	*Eurypanopeus confragosus*
Pontonia longispina	*Micropanope cristimanus*
Alpheus fasciatus[a]	*Panopeus diversus*
Alpheus spinicaudus[a]	*Neopanope peterseni*
Synalpheus sp. (not *S. herricki*)	*Pilumnus tectus*
Salmoneus serratodigitus	*Panoplax mundata*
Alpheopsis cortesiana	*Glyptoplax consagae*
Plesionika carinirostris	*Chacellus pacificus*
Upogebia burkenroadi	*Dissodactylus lockingtonii*
Upogebia rugosa	*Fabia unguifalcula*
Upogebia ramphula	*Pinnotheres angelicus*
Munida sp. nov.	*Pinnotheres muliniarum*
Paguristes oculiviolaceus	*Pinnotheres pichilinquei*
Paguristes aztatlanensis	*Pinnixa plectrophoros*
Phimochirus mexicanus	*Pinnixa abbotti*
Rhodochirus hirtimanus	*Pinnixa pembertoni*
Enallopaguropsis hancocki	*Pinnixa huffmani*
Tomopagurus purpuratus	*Pinnixa fusca*
Tomopagurus merimaculosus	*Pinnixa felipensis*
Ranilia angustata	*Cyclograpsus escondidensis*

[a]Current status unclear.

TABLE 4. Species of decapod crustaceans endemic to the Gulf of California and known from more than three localities (40 species).

Occurring throughout the Gulf	Center + south
Synalpheus goodei occidentalis	*Alpheus felgenhaueri*
Synalpheus townsendi mexicanus	*Petrolisthes nigriunguiculatus*
Paguristes anahuacus	*Enallopagurus coronatus*
Pagurus smithi	*Ethusa steyaerti*
Petrolisthes hirtispinosus	*Podochela casoae*
Megalobrachium sinuimanus	*Gonopanope nitida*
Lepidopa esposa	South
Eucinetops lucasi	*Synalpheus paulsonoides*
Epialtoides paradigmus	*Sicyonia mixta*
Podochela latimanus	*Munida debilis*
Eurytium albidigitum	*Osachila lata*
Pilumnus gonzalensis	*Tetrias scabripes*
Tetragrapsus jouyi	*Pinnotheres muliniarum* (?)
Center + north	Entire Gulf, less southeast
Petrolisthes tiburonensis	*Pachycheles setimanus*
Pylopagurus longicarpus	*Paguristes sanguinimanus*
Speloeophorus schmitti	*Manucomplanus cervicornis*
Libinia mexicana	*Munida tenella*
Speocarcinus spinicarpus	*Randallia americana*
Eurypanopeus ovatus	*Glyptoxanthus meandricus*
Uca princeps princeps	*Palicus zonata*
Uca crenulata coloradensis	

ing to note that many species considered here as "Californian" in origin belong to temperate genera, while most species considered predominantly "Gulf species" belong to tropical genera. The fact that 18 of the 37 "Gulf species" reach their northern limit at or near Bahía Magdalena is noteworthy and is discussed below.

SPECIES RANGING SOUTHWARD

This group includes 368 species (over 69% of the total) whose distribution extends south of the Gulf. In many cases, these species also occur along a short section of Baja California's Pacific coastline, but their distribution generally extends much farther to the south than to the north of the Gulf. Distribution breaks were determined by comparing the distribution charts of these 368 species. The most significant break is found at the Panama Bight (Costa Rica, Panama, and northern Colombia); 148 species do not extend south of this area (Tables 6, 7, and 8). A second large group of 182 species extends farther south, to Ecuador or northern Peru (Tables 9, 10, and 11). The two remaining, smaller groups extend all the way to Chile (18 species) or have never been found south of Mexico (20 species) (Table 12).

TABLE 5. Decapod crustaceans present in the Gulf of California and also occurring along the Baja California and/or California coast line (56 species).

Principal distribution	*Gonopanope angusta*
in Gulf of California	*Eurypanopeus planissimus*
Metapenaeopsis mineri	*Hexapanopeus rubicundus*
Palaemonetes hiltoni	*Sesarma magdalenense*
Typton hephaestus	*Geotice americanus*
Betaeus longidactylus	*Uca crenulata crenulata*
Ogyrides alphaerostris[a]	*Uca musica musica*
Petrolisthes hirtipes	*Parapinnixa nitida*
Petrolisthes crenulatus	*Pinnotheres clavapedatus*
Petrolisthes sanfelipensis	Principal distribution
Pachycheles marcortezensis	in Californian Province
Pleuroncodes planipes	*Sicyonia ingentis*
Paguristes bakeri	*Hippolyte californiensis*[c]
Paguristes praedator	*Eualus lineatus*
Pagurus lepidus	*Heptacarpus palpator*
Pagurus gladius	*Mesocrangon munitella*
Lepidopa californica	*Neocrangon zacae*
Lepidopa myops	*Panulirus interruptus*
Hepatus lineatus	*Calocaris quinqueseriatus*
Ebalia cristata[b]	*Polyonix quadriunguiculatus*
Clythrocerus decorus	*Paguristes ulreyi*
Pilumnoides rotundus	*Enallopaguropsis guatemoci*
Epialtus sulcirostris	*Hapalogaster cavicauda*
Podochela lobifrons	*Randallia ornata*
Collodes tumidus	*Cancer amphioetus*[c]
Stenocionops augusta	*Pilumnus spinohirsutus*
Stenocionops beebei	*Lophopanopeus frontalis*
Pelia tumida	*Scleroplax granulata*
Callinectes bellicosus	*Pinnixa tomentosa*
Gonopanope areolata	*Pachygrapsus crassipes*

[a]Occurs also in Atlantic Ocean.
[b]A doubtful record in Tumbes, Peru (del Solar 1970).
[c]To North Pacific.

One would assume that intertidal tropical species and those of very shallow water face more pronounced thermal barriers toward the north, into higher latitudes, than do species occurring at shelf depths (below 30 m). This assumption is supported by the fact among the intertidal species ranging from the Gulf to the Panama Bight, fewer reach the northern Gulf (21%) than the central (25%) or southern Gulf (37%). For intertidal species ranging from the Gulf to Ecuador or northern Peru, the figures are 29%, 37%, and 40%, respectively. Similarly, only 35% of the Gulf's coastal lagoon/estuary species are found in the northern Gulf. It is also noteworthy that the percentages for species ranging to the Ecuador–northern Peru area (subject to the influence of cooler water from the Peru Current and to equatorial upwelling; Wyrtki 1967, Stevenson 1981) are consistenly higher than for species with a southern limit in the Panama Bight (where onshore and shallow coastal water temperatures are more uniform all year round; Kapetsky et al. 1987).

As for the 18 species of decapod crustaceans ranging from the Gulf of California to Chile (Table 12), 12 are intertidal or predominantly intertidal; of these 12, only 3 reach the northern Gulf, and 7 (3 + 4) reach the central Gulf. Among these 18 species, 7 also range

TABLE 6. Decapod crustaceans occurring from the Gulf of California southwards to the Panama Bight; northernmost ranges are to the northern Gulf of California (56 species).

Sicyonia disparri	*Megalobrachium erosum*
Sicyonia disedwardsi	*Ulloaia perpusillia*
Sicyonia penicillata	*Heteroporcellana corbicola*
Leptochela serratorbita[a]	*Polyonix nitidus*
Pontonia pinnae	*Lepidopa mearnsi*
Gnathophyllum panamense	*Speloeophorus digueti*
Thor algicola	*Persephona subovata*
Lysmata californica	*Euprognatha bifida*
Ambidexter swifti	*Paradasygyius depressus*
Ambidexter panamensis	*Pyromaia tuberculata*
Alpheus normanni[a]	*Podochela vestita*
Alpheus armillatus[a]	*Erileptus spinosus*
Alpheus umbo	*Pitho picteti*
Alpheus tenuis	*Sphenocarcinus agassizi*
Alpheus hyeyoungae	*Ala cornuta*
Axius vivesi	*Parthenope excavata*
Upogebia dawsoni	*Medaeus* (sensu Rathbun) *pelagius*
Upogebia jonesi	*Cataleptodius occidentalis*
Pagurus albus	*Hexapanopeus orcutti*
Manucomplanus varians	*Pilumnus townsendi*
Enallopagurus spinicarpus	*Quadrella nitida*
Phimochirus californiensis	*Kraussia americana*
Phimochirus roseus	*Cyrtoplax panamensis*
Iridopagurus occidentalis	*Malacoplax californiensis*
Euceramus transversilineatus	*Speocarcinus granulimanus*
Porcellana hancocki	*Sesarma sulcatum*
Porcellana paguriconviva	*Pinnotheres margarita*
Megalobrachium smithi	*Dissodactylus xantusi*

[a]Occurs also in Atlantic Ocean.

TABLE 7. Decapod crustaceans occurring from the Gulf of California south to the Panama Bight; northernmost ranges are to the central Gulf of California (35 species).

Metapenaeopsis beebei	*Megalobrachium garthi*
Sicyonia martini	*Ethusa ciliatifrons*
Periclimenaeus hancocki	*Uhlias ellipticus*
Periclimeneaus spinosus	*Herbstia pubescens*
Periclimenes infraspinis	*Lissa tuberosa*
Periclimenes lucasi	*Thyrolambrus glasselli*
Periclimenes soror	*Lipaesthesius lecanus*
Pontonia chimaera	*Edwardsium lobipes*
Alpheus grahami	*Cycloxanthops vittatus*
Alpheus villus	*Platyactaea dovii*
Alpheus paracrinitus[a]	*Micropanope ? maculatus*
Synalpheus biunguiculatus[b]	*Micropanope lata*
Synalpheus apioceros sanjosei	*Pilumnus pygmoeus*
Leptalpheus mexicanus	*Euryplax polita*[c]
Automatoe rugosa	*Pseudorhombila xanthiformis*
Enallopagurus affinis	*Chasmophora macrophthalma*
Catapagurus diomedeae	*Gecarcinus planatus*
Petrolisthes galapagensis	

[a]Occurs also in Atlantic and Indo-Pacific oceans.
[b]Occurs also in Hawaii
[c]A doubtful record in Tumbes, Peru (del Solar 1970).

TABLE 8. Decapod crustaceans occurring from the Gulf of California south to the Panama Bight; northernmost ranges are to the southern Gulf of California (57 species).

Sicyonia laevigata[a]	*Petrolisthes lindae*
Brachycarpus biunguiculatus[a,b]	*Neopisosoma dohenyi*
Macrobrachium occidentale	*Pachycheles spinidactylus*
Palaemon gracilis	*Clastotoechus diffractus*
Pseudocoutiera elegans	*Lepidopa mexicana*
Harpilopsis depressa[b]	*Lepidopa deamae*
Pontonia margarita	*Hippa pacifica*[b]
Waldola schmitti	*Hypoconcha californiensis*
Fennera chacei	*Symethis garthi*
Neopontonides dentiger	*Mithrax armatus*
Veleronia laevifrons	*Microphrys triangulatus*
Trachycaris restrictus	*Parthenope stimpsoni*
Pomagnathus corallinus	*Heterocrypta occidentalis*
Synalpheus sanlucasi	*Daldorfia garthi*
Alpheus lottini[b,c]	*Cancer johngarthi*
Alpheus websteri	*Liomera cinctimana*[b]
Alpheus rectus	*Medaeus* (sensu Rathbun)
Alpheus rostratus	*spinulifer*
Alpheus cristulifrons[a]	*Panopeus* sp.[a]
Alpheus cylindricus[a]	*Hexapanopeus sinaloensis*
Alpheus leviusculus[b]	*Nannocassiope polita*
Upogebia veleronis	*Pilumnus reticulatus*
Corallianassa xutho	*Heteractaea peterseni*
Cancellus tanneri	*Pinnixa affinis*
Pagurus benedicti	*Pinnixa valerii*
Parapagurus haigae	*Sesarma rhizophorae*
Orthochela pumila	*Uca brevifrons*
Petrolisthes agassizi	*Uca zacae*
Petrolisthes glasselli	*Hapalocarcinus marsupialis*[b,c]

[a]Occurs also in the Atlantic Ocean.
[b]Occurs also in the Indo-Pacific Region.
[c]Occurs also in Hawaii.

to California or mid-Baja California, thus enjoying a very wide distribution from a southern temperate region all the way through the tropics (except *Emerita analoga*, with an amphitropical distribution) into a northern temperate region.

Ten of the 20 Gulf of California decapod species that range farther south only within Mexico are typical of the intertidal habitat. Of these, six extend north into the northern Gulf, none extends only to the Gulf, and four extend only to the southern Gulf (Table 12). This irregularity is hard to explain, but of these 20 species, 10 are "rare," with 6 being known from 5 or fewer sampling localities and the rest from 6 to 8 localities; another species, *Panulirus penicillatus*, should perhaps not be included in this group as it occurs in the Galapagos Islands and on all tropical east Pacific oceanic islands.

The similarity of the Gulf's decapod crustacean fauna with the fauna occurring south of the Gulf clearly indicates its tropical affinity. The same conclusion was reached in part by Garth (1960) for the Brachyura, by Carvacho and Ríos (1982) and by Wicksten (1983) for the Caridea, by Hendrickx (1984) for the genus *Sicyonia*, by Carvacho (1980) for the Porcellanidae, and by Hendrickx and Salgado-Barragan (1991) for the Stomatopoda. The intrusion of tropical decapod crustaceans into the Gulf of California is well marked (over 75% of the Gulf species show a tropical affinity). The northernmost extension of 38% of these tropical species is up to the northern Gulf. However, as suggested by epibenthic temperature data, the intrusion of shelf species into the northern Gulf is probably not limited by the animals' lower or minimal thermal tolerance levels, as bottom water (30 m and below) is never significantly cooler than in other portions of the Gulf. A seasonal bathymetric migration of *Squilla bigelowi* in the upper Gulf was reported by

TABLE 9. Decapod crustaceans occurring from the Gulf of California south to Ecuador or Peru; northernmost ranges are to the northern Gulf of California (76 species).

Penaeus californiensis	*Calappa saussurei*
Penaeus stylirostris	*Calappa convexa*
Trachypenaeus pacificus	*Osachila levis*
Solenocera mutator	*Eucinetops panamensis*
Sicyonia picta	*Collodes tenuirostris*
Sicyonia disdorsalis	*Inachoides laevis*
Sicyonia aliafinis	*Podochela hemphilli*
Palaemonella holmesi	*Notolopas lamellatus*[a,c]
Palaemon ritteri	*Lissa aurivilliusi*
Heterocarpus vicarius	*Mithrax sinensis*
Processa peruviana	*Microphrys platysoma*
Alpheus sulcatus[a,b]	*Microphrys branchialis*
Alpheus floridanus[a]	*Stenocionops ovata*
Alpheus hebes	*Hemus finneganae*
Evibacus princeps	*Solenolambrus arcuatus*
Axiopsis caespitosa	*Leiolambrus punctatissimus*
Axiopsis baronai	*Cryptopodia hassleri*
Upogebia thistlei	*Heterocrypta macrobrachia*
Dardanus sinistripes	*Mesorhoea belli*
Petrochirus californiensis	*Xanthodius sternberghi*
Clibanarius panamensis	*Panopeus purpureus*
Clibanarius albidigitus	*Eurytium affine*
Petrolisthes armatus[a]	*Pilumnus limosus*
Petrolisthes edwardsii	*Eriphia squamata*
Pachycheles calculosus	*Trizocarcinus dentatus*
Porcellana cancrisocialis	*Chasmocarcinus latipes*
Megalobrachium tuberculipes	*Oediplax granulata*
Dromidia larraburei	*Arenaeus mexicanus*
Hypoconcha lowei	*Cronius ruber*[a]
Hypoconcha panamensis	*Portunus xantusii*
Raninoides benedicti	*Portunus iridescens*
Ethusa panamensis	*Callinectes arcuatus*
Ethusa lata	*Euphylax robustus*
Lithadia cumingii	*Gecarcinus quadratus*
Ebalia magdalenensis	*Uca princeps princeps*
Iliacantha schmitti	*Uca latimanus*
Persephona towsendi	*Palicus fragilis*
Hepatus kossmanni	*Dissodactylus nitidus*

[a]Occurs also in the Atlantic Ocean.
[b]Occurs also in the Indo-Pacific Region.
[c]One doubtful record.

Hendrickx and Salgado-Barragan (1991), and it seems to be related to excessive warming of shelf bottom water. The substrate (silty sand and sand in most parts of the northern Gulf; Parker 1963, van Andel 1964) and the low input of suspended material through coastal inflow (Maluf 1983) could represent other ecological limitations precluding a well-diversified fauna.

OTHER SPECIES

Fourteen species (Table 13) are known only from the Gulf of California and one or more oceanic islands. Of these, only one (*Salmoneus ortmanni*) also occurs in another region of the world (western Atlantic). Apart from their oceanic island records, none of these species is known only from the Cabo San Lucas area; consequently, these species do not present a strictly insular distribution, the term "insular" being extended to the Cabo San Lucas area, as proposed by Garth (1960 and this volume). Most species are known only from the Galapagos Islands (60%); *Calcinus explorator* is the only one found on all of the oceanic islands in the region (Galapagos, Cocos, Clipperton, Revillagigedos), and it also occurs at Cabo San Lucas and Punta Mita.

Another small group of 11 nonendemic species occurs in the

TABLE 10. Decapod crustaceans occurring from the Gulf of California south to Ecuador or Peru; northernmost ranges are to the central Gulf of California (49 species).

Macrobrachium americanum	*Tyche lamellifrons*
Macrobrachium tenellum	*Maiopsis panamensis*
Plesionika beebei	*Mithrax tuberculatus*
Plesionika mexicana	*Mithrax denticulatus*
Lysmata intermedia[a]	*Teleophrys cristulipes*
Lysmata galapagensis	*Macrocoeloma villosum*
Alpheus canalis	*Parthenope exilipes*
Synalpheus digueti	*Parthenope triangulata*
Synalpheus nobilii	*Platypodiella rotundata*
Automate dolichognatha[a,b]	*Paractaea sulcata*
Coenobita compressus	*Panopeus bermudensis*[a]
Aniculus elegans	*Xanthodius* (sensu Rathbun) *stimpsoni*
Paguristes digueti	*Eurypanopeus planus*
Petrolisthes haigae	*Microcassiope xantusii*
Petrolisthes lewisi	*Lophoxanthus lamellipes*
Petrolisthes ortmanni	*Epixanthus tenuidactylus*
Petrolisthes hians	*Daira americana*
Pachycheles panamensis	*Portunus acuminatus*
Pisidia magdalenensis	*Cardisoma crassum*
Albunea lucasia	*Goniopsis pulchra*
Notosceles ecuadoriensis	*Planes cyaneus*[b]
Ranilia fornicata	*Uva vocator ecuadoriensis*
Iliacantha hancocki	*Dissodactylus ususfructus*
Randallia agaricias	*Palicus cortezi*
Pitho sexdentata	

[a]Occurs also in the Atlantic Ocean.
[b]Occurs also in the Indo-Pacific Region.

TABLE 11. Decapod crustaceans occurring from the Gulf of California south to Ecuador or Peru; northernmost ranges are to the southern Gulf of California (57 species).

Penaeus vannamei	*Hepatella amica*
Penaeus brevirostris	*Collodes gibbosus*
Trachypenaeus brevisuturae	*Collodes granosus*
Trachypenaeus faoea	*Podochela veleronis*
Xiphopenaeus riveti	*Eupleurodon trifurcatus*
Solenocera florea	*Pelia pacifica*
Macrobrachium digueti	*Herbstia tumida*
Pantomus affinis	*Neodoclea boneti*
Heterocarpus affinis	*Mithrax pygmaeus*
Plesionika trispinus	*Macrocoeloma maccullochae*
Alpheus malleator[a]	*Rochinia vesicularis*
Alpheus longinquus	*Parthenope hyponca*
Panulirus gracilis	*Parthenope depressiuscula*
Trizopagurus magnificus	*Domecia hispida*[b]
Phimochirus venustus	*Paraxanthias insculptus*
Munida refulgens	*Menippe frontalis*
Petrolisthes robsonae	*Ozius perlatus*
Petrolisthes polymitus	*Ozius verreauxii*
Petrolisthes tonsorius	*Trapezia digitalis*[b]
Petrolisthes nobilii	*Trapezia ferruginea*[b]
Neopisosoma mexicanum	*Cyrtoplax schmitti*
Pachycheles biocellatus	*Callinectes toxotes*
Euceramus panatelus	*Portunus tuberculatus*
Megalobrachium festai	*Euphylax dovii*
Dynomene ursula	*Plagusia immaculata*[b]
Persephona edwardsii	*Percnon gibbesi*[a]
Leucosilia jurinei	*Pachygrapsus transversus*[a,c]
Randallia bulligera	*Ucides occidentalis*
Cycloes bairdii[a]	

[a]Occurs also in the Atlantic Ocean.
[b]Occurs also in the Indo-Pacific Region.
[c]Occurs also in the Mediterranean Sea.

TABLE 12. Decapod crustaceans present in the Gulf of California and ranging south to Chile or to central or southern Mexico (38 species).

Species ranging south to Chile	Species ranging south to central or southern Mexico
Alpheus bellimanus	*Alpheus mazatlanicus*
Latreutes antiborealis	*Pontonia simplex*
Hyppolyte williamsi	*Macrobrachium acanthochirus*
Emerita rathbunae	*Typton serratus*
Emerita analoga	*Synalpheus lockingtoni*
Mursia goudichaudii	*Panulirus inflatus*
Heteractaea lunata	*Panulirus penicillatus*
Metopocarcinus truncatus	*Clibanarius digueti*
Panopeus chilensis	*Calcinus californiensis*
Acanthonyx petiveri[a]	*Petrolisthes gracilis*
Eupleurodon peruvianus	*Minyocerus kirki*
Stenorynchus debilis	*Hippa strigillata*
Portunus asper	*Epialtus minimus*
Aratus pisoni[a]	*Notolepas mexicanus*
Grapsus grapsus[a]	*Herbstia camptacantha*
Geograpsus lividus[a,b]	*Hemus analogus*
Pinnixa transversalis	*Thoe sulcata sulcata*
Ocypode occidentalis	*Pliosoma parvifrons*
	Plagusia depressa tuberculata[b,c]
	Pinnotheres orcutti

[a]Occurs also in the Atlantic Ocean.
[b]Occurs also in Hawaii.
[c]Occurs also in the Indo-Pacific Region.

TABLE 13. Decapod crustaceans present in the Gulf of California and either eastern tropical Pacific oceanic islands (Gal = Galapagos; Clp = Clipperton; Coc = Cocos; Soc = Socorro; Cla = Clarion; Rev = Revillagigedo) or other regions of the world (ATL = Atlantic Ocean; I-PAC = Indo-Pacific): 25 species.

Gulf and insular only
Alpheus exilis (Gal)
Alpheus pacificus (Gal-Clp-Coc-Soc)
Salmoneus ortmanni (Gal) (ATL)
Scyllarides astori (Gal)
Upogebia galapagensis (Gal)
Calcinus explorator (Gal-Clp-Coc-Rev)
Munida mexicana (Gal)
Mithrax spinipes (Gal-Coc)
Rochinia vesicularis (Gal-Rev)
Aethra scutata (Gal)
Clythrocerus laminatus (Gal)
Palicus lucasii (Gal-Cla)
Actaea angusto (Gal)
Eucinetops rubellula (Rev)
Gulf and other regions
Palaemonetes paludosus (ATL)
Thor spinosus (I-PAC)
Typton tortugae (ATL)
Latreutes parvulus (ATL)
Lysmata trisetacea (I-PAC)
Processa aequimana (I-PAC)
Ambidexter symmetricus (ATL)
Synalpheus fritzmuelleri (ATL)
Synalpheus charon (I-PAC)
Alpheus splendidus (I-PAC)
Alpheus schmitti (ATL)

TABLE 14. Numbers and percentages of species of Gulf of California decapods in various zoogeographic groups.

Zoogeographic group	Number of Species	Percentage
Endemics	81	15.3
1-3 localities	41	
>3 localities	40	
Center + North	8	
Center + South	6	
South only	6	
Entire Gulf except Southeast	7	
Throughout Gulf	13	
Wider distribution		
Primarily Californian species extending to Gulf	19	
Primarily Gulf species extending to w. BCfa. or California	37 (17)[a]	7
Extending to central or southern Mexico	20[a]	
Extending to Panama Bight	148	27.9
Extending to northern Gulf	56	
Extending to central Gulf	35	
Extending to southern Gulf	57	
Extending to Ecuador or Peru	182	34.3
Extending to northern Gulf	76	
Extending to central Gulf	49	
Extending to southern Gulf	57	
Extending to Chile	18 (17)[a]	3.4
Extending only to oceanic islands of the eastern tropical Pacific	14 (7)[a]	2.6
Occurring elsewhere but in the eastern Pacific only in the Gulf of California	11 (10)[a]	2.1

[a]Number of species with tropical affinity.

Gulf of California but has never been collected at any other locality in the eastern Pacific. These species, all caridean shrimps, are also found in the Indo-Pacific (5 species) or in the Atlantic (5 species) (Table 13). There is no obvious explanation for why species occurring in the west Atlantic should occur in the eastern Pacific exclusively in the Gulf of California. The taxonomic status of some of these species (e.g., *Alpheus schmitti*, see Kim and Abele 1988) is somewhat unsettled, and future studies might indicate that Pacific records represent non-amphi-American (sibling) species. Some of these species also may have been overlooked in the intervening area. Indo-Pacific species present in the Gulf must have taken advantage of eastbound currents to cross the central Pacific Ocean barrier (see Garth 1966, Zinsmeister and Emerson 1979, Scheltema 1986), but their absence from other eastern Pacific localities (including the oceanic islands) is puzzling.

ENDEMIC VERSUS TROPICAL SPECIES

A summary of the zoogeographic groups discussed above is provided in Table 14. Of the 530 shallow-water decapod species now known from the Gulf of California, 81 are endemic (15.3%), and approximately half of these are broadly distributed within the Gulf and are known from many localities. The occurrence of endemic species in the Gulf of California is homogeneous: 48 in the northern Gulf, 56 in the central Gulf, and 48 in the southern Gulf (species generally occur in more than one area of the Gulf). Species that are distributed throughout or in a significant portion of the tropical eastern Pacific (at least from Mexico to Costa Rica) number 330. The 20 species found in the Gulf of California and southward along a section of the Pacific coast of Mexico also belong to predominatly tropical genera. Species found in the Gulf and occur-

ring either only on oceanic islands or in another region of the world number 25, the affinity of 17 of which is tropical. All together, there are at least 401 non-endemic species (75.7%) found in shallow-water habitats of the Gulf of California whose affinity is tropical. Californian (temperate) species constitute a low percentage of the Gulf decapod fauna (3.6%).

The proportion of endemics (endemic species vs. tropical species) varies among the three areas of the Gulf: 11% in the southern Gulf (48 of 438 species), 17% in the central Gulf (56 of 321 species), and 22% in the northern Gulf (48 of 216 species). There is a significant decrease in species richness from south to north, possibly related to adverse environmental conditions, but because the number of endemics is similar in all three areas (48, 56, and 48 species), it appears that endemism is not an upper-Gulf phenomenon and that the higher percentage of endemics in the northern Gulf is not a result of the numeric importance of endemic species in that area but rather of the lower total number of species in that area (216 species); the affinity of 68% of these is clearly tropical. Epibenthic temperatures registered throughout the Gulf indicate that, below the 30 m isobath, there is no lower thermal barrier that would prevent tropical shelf species from extending up into the northern Gulf.

THE GULF OF CALIFORNIA AS A TROPICAL PROVINCE

Because of the richness in tropical species of decapod crustaceans in the Gulf of California, the area should clearly be considered part of the tropical eastern Pacific. Although there is a sharp decrease in species diversity in the northern Gulf, due mostly to a gradual latitudinal decrease in numbers of tropical species, I see no reason to recognize the upper Gulf as a distinct zoogeographic unit. The presence of a warm-temperate disjunct fauna (and flora) in the upper Gulf is well documented (see Brusca 1980: 19). In the case of decapod crustaceans, though, the dominance of the tropical component is overwhelming.

The tip of the Baja California peninsula, from Magdalena Bay to Cabo San Lucas, has generally been recognized as supporting a rich tropical fauna; it is an area where warm-temperate (Californian) species and tropical species mix (Garth 1960, Brusca and Wallerstein 1979, Brusca 1980), the richness of the former decreasing southward and the richness of the later decreasing northward. Eighteen species of decapod crustaceans are found both in the Gulf and along this section of Baja California but nowhere else, and about 15 warm-temperate (Californian) species are found at or south of Magdalena Bay but do not enter the Gulf (Schmitt 1921, Garth 1958, Haig et al. 1970, Wicksten 1980, Hendrickx 1987). On the other hand, the tropical decapod crustacean fauna (i.e., species that occur along a significant section of the tropical eastern Pacific) that reaches the western tip of the peninsula without entering the Gulf is very reduced and does not seem to exceed about 20 species (Garth 1960, Haig et al. 1970, Carvacho 1980, Hendrickx 1987, Wicksten and Hendrickx this volume), and of the 401 tropical species occurring in the Gulf of California, only 137 are also found in the Magdalena Bay–Cabo San Lucas area. Consequently, an extended Gulf province ("Gulf of California and Magdalena Bay–Cabo San Lucas area") would include 99 endemic species out of a total of 565 species (530 + 15 + 20). This would raise the endemic component to 17.5%, a figure that seems insufficient to support the idea of a well-defined extended Gulf of California Province. I therefore suggest that a larger Mexican Province [defined by Briggs (1974) as the area extending from Magdalena Bay, on the west coast of Baja California, or Cabo San Lucas, to the Gulf of Tehuantepec] could be recognized, including both the Gulf of California and the Magdalena Bay–Cabo San Lucas area, its southern limit, yet to be defined, coinciding with a sharp decrease of the extremely diverse Central American marine fauna.

ACKNOWLEDGMENTS

I thank R. C. Brusca and an anonymous reviewer for their comments and useful suggestions, and M. Jangoux for review of an earlier version of this paper. Part of this study was suported by CONACyT, Mexico (ICECXNA-021926).

LITERATURE CITED

Abele, L. G. 1976. Comparative species composition and relative abundance of decapod crustaceans in marine habitats of Panama. Marine Biology 38:263–278.

Abele, L. G., and W. Kim. 1986. An illustrated guide to the marine decapod crustaceans of Florida. Florida Department of Environmental Regulation Technical Series 8:1–760.

Badan-Dangon, A., C. J. Koblinsky, and T. Baumgartner. 1985. Spring and summer in the Gulf of California: Observations of surface thermal patterns. Oceanologica Acta 8:13–22.

Baumgartner, T., and N. Christensen, Jr. 1985. Coupling of the Gulf of California to large-scale interannual climatic variability. Journal of Marine Research 43:825–848.

Briggs, J. C. 1974. Marine Zoogeography. McGraw-Hill, New York, U.S.A.

Brusca, R. C. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California. 2nd. Ed. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, U.S.A.

Brusca, R. C., and B. R. Wallerstein. 1979. Zoogeographic patterns of idoteid isopods in the northeast Pacific, with a review of shallow-water zoogeography of the area. Bulletin of the Biological Society of Washington 3:67–105.

Carvacho, A. 1980. Los porcelánidos del Pacífico americano: Un análisis biogeográfico (Crustacea: Decapoda). Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 7:249–258.

Carvacho, A., and R. Rios. 1982. Los camarones carideos del Golfo de California II. Catálogo, claves de identificación y discusión biogeográfica. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 9:279–294.

Cortés-Altamirano, R. 1988. Abundancia de *Oscillatoria erythraea* (Cianobacteria planctonica marina) en el litoral de Mazatlán, Sinaloa, México. Revista Latino-Americana de Microbiología 30:169–179.

Garth, J. S. 1958. Brachyura of the Pacific coast of America; Oxyrhyncha. Allan Hancock Pacific Expeditions 21:1–854.

Garth, J. S., 1960. Distribution and affinities of the brachyuran crustacea. Pp. 105–123 *in* J.D. Wyatt and E.C. Allison (eds.). The biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine Biotas. Systematic Zoology 9.

Garth, J. S. 1966. On the oceanic transport of crab larval stages. Marine Biological Association of India Symposium Series 2:443–448.

Glassell, S. A. 1934. Affinities of the brachyura fauna of the Gulf of California. Journal of the Washington Academy of Sciences 24:296–302.

Haig, J., T. S. Hopkins, and T. B. Scanland. 1970. The shallow water anomuran crab fauna of southwestern Baja California, Mexico. Transactions of the San Diego Society of Natural History 16(2):13–32.

Hendrickx, M. E. 1982. Informe de Crucero N° 01, mayo de 1982 a bordo del B/O "El Puma": Proyecto Cortes. ICML, Universidad Autónoma Nacional de México, D.F., México.

Hendrickx, M. E. 1984. The species of *Sicyonia* H. Milne Edwards (Crustacea: Penaeidae) of the Gulf of California, México, with a key for their identification and a note on their zoogeography. Revista de Biología Tropical 32:279–298.

Hendrickx, M. E. 1985a. Informe de Campaña N° 02, marzo de 1985 a bordo del B/O "El Puma": Proyecto CORTES. ICML, Universidad Autónoma Nacional de México, D.F., México.

Hendrickx, M. E. 1985b. Informe de Campaña N° 03, julio–agosto de 1985 a bordo del B/O "El Puma": Proyecto CORTES. ICML, Universidad Autónoma Nacional de México, D.F., México.

Hendrickx, M. E. 1986. Estudio faunístico y ecológico de las comunidades bentónicas de invertebrados (moluscos y crustáceos) del Golfo de California. Pp. 170–187 *in*: Memorias I Intercambio Académico sobre el Golfo de California, Hermosillo, Sonora, 9–11 April 1986. CICTUS-CONACyT.

Hendrickx, M. E. 1987. La faune de crustacés (Stomatopoda et Decapoda) du Golfe de Californie: Taxonomie, aspect écologique et distribution. Thèse de Doctorat, Faculté des Sciences, Université Libre de Bruxelles, Belgium.

Hendrickx, M. E. 1988. On a small collection of caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) from the Barra de Navidad coastal lagoon, Jalisco, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 15:245–248.

Hendrickx, M. E. 1989. Notes on the genus *Ethusa* Roux, 1828, and description of *Ethusa steyaerti*, new species (Crustacea: Decapoda: Dorippidae), from the continental shelf of the Gulf of California, México. Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 4e sér. 11(A2):407–423.

Hendrickx, M. E. 1990a. The stomatopod and decapod crustaceans collected during the Guaytec II Cruise in the central Gulf of California, Mexico, with the description of a new species of *Plesionika* Bate (Caridea: Pandalidae). Revista de Biología Tropical 38:35–53.

Hendrickx, M. E. 1990b. New geographic distributions and bathymetric records of Processidae (Caridea) and Penaeidae (Penaeoidea) in the Gulf of California, México. Investigaciones Marinas CICIMAR 5:93–95.

Hendrickx, M. E., and J. Salgado-Barragán. 1989. Ecology and fishery importance of stomatopods in the Gulf of California. Pp. 241–249 *in* E. A. Ferrero (ed.). Biology of Stomatopods. Collana UZI: Selected Symposia and Monographs, Mucchi Editore, Modena, Italy.

Hendrickx, M. E., and J. Salgado-Barragán. 1991. Los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico mexicano. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Publicación Especial 10:1–200.

Hendrickx, M. E., D. P. Sánchez-Vargas, and L. A. Vázquez-Cureño. 1990. New records of 20 species of Majoidea and Parthenopoidea (Crustacea: Decapoda) along the Pacific coast of México. Revista de Biología Tropical 38:143–146.

Hendrickx, M. E., A. M. van der Heiden, and A. Toledano-Granados. 1984. Resultados de las campañas SIPCO (sur de Sinaloa, México), a bordo del B/O "El Puma." Hidrología y composición de las capturas efectuadas en los arrastres. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 11:107–122.

Kapetsky, J. M., L. McGregor, and H. Nanne E. 1987. A geographical information system and satellite remote sensing to plan for aquaculture development: A FAO–UNEP/GRID cooperative study in Costa Rica. FAO Fishery Technical Papers 287:1–51.

Kim, W., and L. G. Abele. 1988. The snapping shrimps genus *Alpheus* from the eastern Pacific (Decapoda: Caridea: Alpheidae). Smithsonian Contributions to Zoology 454:1–119.

Lara-Lara, J. R., J. E. Valdez-Holguín, and L. C. Jiménez Pérez. 1984. Plankton studies in the Gulf of California during the 1982–83 El Niño. Tropical Ocean–Atmosphere Newsletter, pp. 16–17.

Lavaniegos-Espejo, B. E., J. R. Lara-Lara, and E. Brinton. 1989. Effects of the 1982–1983 El Niño event on the euphausiid populations of the Gulf of California. California Cooperative Fisheries Reports 30:73–87.

McGowan, J. A. 1985. El Niño 1983 in the Southern California Bight. Pp. 166–184 *in* W. S. Wooster and D. L. Flutharty (eds.). El Niño North. University of Washington, Seattle, Washington, U.S.A.

Maluf, L. Y. 1983. Physical oceanography. Pp. 26–45 *in* T. J. Case and M. L. Cody (eds.). Island Biogeography in the Sea of Cortéz. University of California Press, Berkeley, California, U.S.A.

Manning, R. B., and L. B. Holthuis. 1981. West African brachyuran crabs (Crustacea: Decapoda). Smithsonian Contributions to Zoology 306:1–379.

Nates-Rodriguez, J. C. 1989. Estudio taxonómico sobre los cangrejos de la superfamilia Xanthoidea (Crustacea, Decapoda, Brachyura) de la Bahía de Chamela, Jalisco. Tésis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

Newman, W. A., and R. McConnaughey. 1987. A tropical eastern Pacific barnacle, *Megabalanus coccopoma* (Darwin), in southern California, following El Niño 1982–83. Pacific Science 41:31–36.

Parker, R. H. 1963. Zoogeography and ecology of some macro-invertebrates, particularly mollusks, in the Gulf of California and the continental slope of Mexico. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk Naturhistorik Forening 126:1–178.

Robles, J. M., and S. G. Marinone. 1987. Seasonal and interannual thermohaline variability in the Guaymas Basin of the Gulf of California. Continental Shelf Research 7:715–733.

Rodriguez de la Cruz, M. C. 1987. Crustáceos decápodos del Golfo de California. Secretaría de Pesca, México, D. F., México.

Rosenblatt, R. 1974. Marine Zoogeography, by J. C. Briggs: A review. Science 186:1028–1029.

Salcedo-Martínez, S., G. Green, A. Gamboa-Contreras, and P. Gómez. 1988. Inventario de macroalgas y macroinvertebrados bénticos presentes en áreas rocosas de la región de Zihuatanejo, Guerrero, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 15:73–96.

Scheltema, R. S. 1986. Long-distance dispersal by planktonic larvae of shoal-water benthic invertebrates among central Pacific islands. Bulletin of Marine Science 39:241–256.

Schmidtsdorf-Valencia, P. G. 1990. Contribución a la taxonomía de las familias Majidae, Portunidae, Grapsidae, Ocypodidae y Gecarcinidae (Crustacea, Decapoda, Brachyura) de la Bahía de Chamela, Jalisco. Tésis Profesional, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

Schmitt, W. L. 1921. The marine decapod Crustacea of California. University of California Publications in Zoology 23:1–470.

Sokolov, V. A. 1973. Investigaciones biológico-pesqueras de los peces pelágicos del Golfo de California. California Cooperative Fisheries Reports 17:92–96.

Sosa-Hernandez, P., J. L. Hernandez-Aguilera, and J. L. Villalobos-Hiriart. 1980. Estudio prospectivo de los crustáceos (Decapoda y Stomatopoda) del Golfo de Tehuantepec, México. Secretaría de Marina, Dirección General de Oceanografía, Investigación Oceanológica B-80–10:1–50.

Stevenson, M. R. 1981. Variaciones estacionales en el Golfo de Guayaquil, un estuario tropical. Instituto Nacional de Pesca, Boletín Científico y Técnico IV: 1–133.

Van Andel, T. H. 1964. Recent marine sediments of the Gulf of California. Pp. 216–310 *in* T. H. van Andel and G. G. Shor, Jr. (eds.). Marine Geology of the Gulf of California. American Association of Petroleum Geologists Memoir 3.

Vermeij, G. J. 1978. Biogeography and Adaptation. Patterns of Marine Life. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, U.S.A.

Wicksten, M. K. 1980. Crustacea and Pycnogonida. Pp. 196–223 *in* D. Straughan and R. W. Klink (eds.). A Taxonomic List of Common Marine Invertebrate Species of Southern California. Allan Hancock Foundation, Los Angeles, California, U.S.A.

Wicksten, M. K., 1983. A monograph on the shallow water caridean shrimps of the Gulf of California, Mexico. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 13:1–59.

Williams, A. B. 1984. Shrimps, Lobsters, and Crabs of the Atlantic Coast of the Eastern United States, Maine to Florida. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., U.S.A.

Wyrtki, K. 1967. Circulation and water masses in the eastern equatorial Pacific Ocean. International Journal of Oceanology and Limnology 1:117–147.

Zinsmeister, W. J., and W. K. Emerson. 1979. The role of passive dispersal in the distribution of hemipelagic invertebrates, with examples from the tropical Pacific ocean. Veliger 22:32–40.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 21 1 November 1992

Variacion Invierno–Verano en la Distribucion por Tallas, Sexos y Densidad Promedio de la Langostilla (*Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860) en la Costa Occidental de Baja California

Evangelina Guzmán Vizcarra y David Aurioles Gamboa

Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur, División de Biología Marina, Departamento de Exploración y Evaluación de Recursos Marinos, Apdo. Postal 128, La Paz, Baja California Sur, México

RESUMEN.—Como parte de un estudio integral (biología, ecología y biotecnología) de la langostilla (*Pleuroncodes planipes*) se han realizado varios cruceros a bordo del B/O El Puma en la costa oeste de Baja California, entre los paralelos 24° y 28° N. La información aquí analizada proviene de dos cruceros realizados en invierno (febrero) y verano (julio) de 1989, con la finalidad de detectar posibles variaciones en distribución por tallas, sexos, densidad total y promedio de la fase juvenil y adulta de la langostilla.

El análisis de la distribución de frecuencia de tallas (LEC, longitud estandar del caparazón) por latitud y profundidad, la proporción de sexos, biomasa promedio y temperatura de 54 arrastres presentan diferencias de invierno a verano. En el invierno 1988–89 la distribución por tallas tiende a incrementarse de sur a norte (machos 23.4–25.3 mm, hembras 22.3–24.0 mm, LEC). Por otra parte se detectaron menores densidades que en el verano y con tendencia a aumentar de norte a sur (50 to 162 kg/ha). La proporción de sexos fué cercana a 1:1 y el 70–80% de las hembras fueron ovígeras. Los valores de temperatura de sedimento fueron estables (13–15°C).

Durante el verano las tallas medias se incrementaron de sur a norte (machos 25.15–28.54 mm, hembras 24.13–26.9 mm, LEC); se encontraron mayores densidades que en el invierno (51 a 662 kg/ha), con mayores concentraciones en los paralelos 24° y 28° N. La proporción de sexos fue casi 1:1 con ausencia de hembras ovígeras. La temperatura de sedimento varió entre los 11°–16°C.

La diferencia encontrada en los resultados obtenidos parece estar asociada con la época de reproducción de la langostilla, temperatura del agua y el fenómeno de surgencias (determinando la disponibilidad de alimento). En el invierno las surgencias se presentan con menor intensidad, y la temperatura del fondo es mas homogénea que en el verano. Debido a esto y a que la langostilla prefiere temperaturas de fondo entre 13° y 16°C, el efecto de la variación termica se refleja en la variación de la biomasa promedio y distribución de la langostilla en cada período.

ABSTRACT.—The biology, ecology, and biotechnology of the "langostilla," the pelagic red crab (*Pleuroncodes planipes*; Galatheidae), are being addressed in a study of the abundance and distribution of this species on the continental shelf off western Baja California. Data analyzed herein come from two cruises: February and July 1989. The goals of these trips were to monitor changes in size distribution, sex ratio, and mean density in the juvenile and adult stages on the sea floor in the study area (from 24° to 28° N).

The analysis was based on 54 bottom-trawl samples. Size distributions, mean density, and sex ratio by depth and latitude were compared for the two cruises. In winter (February) the mean size of red crabs increased from south to north (males 23.4–25.3 mm, females 22.3–24.0 mm standard carapace length). The mean density of red crabs by latitude varied from 50 to 162 kg/ha, increasing from north to south. The overall sex ratio was near 1:1, and the percentage of gravid females was 70–80%. Bottom temperatures ranged from 13° to 15°C.

During summer, the mean size of red crabs increased northward (males 25.15–28.54 mm, females 24.13–26.9 mm standard carapace length); the mean density was from 51 to 662 kg/ha, with larger concentrations at the extreme latitudes (24° and 28° N). The overall sex ratio was almost 1:1. No ovigerous females were found. Bottom temperatures varied from 11° to 16°C.

Differences in mean size and mean density seem to be associated with breeding season, bottom temperature, and seasonal upwelling (which determines food availability). In winter, upwelling is less intense and the bottom temperature is more homogeneous than in summer. Because red crabs prefer temperatures from 13° to 16°C, temperature variations affect the red crab's distribution and mean biomass in each period.

INTRODUCCION

La langostilla (*Pleuroncodes planipes* Stimpson, 1860) de la familia Galatheidae representa un rico potencial, dada su abundancia y porque es posible obtener de ella diversos productos aplicables a la industria alimentaria, textil, química y farmacéutica (Kato 1974). Por otra parte, constituye una fracción importante de la dieta de diversos peces entre los que se encuentran los atunes (Alverson 1963, Blackburn 1969) y los peces espada (Arvizu García y Morales 1974), aves marinas, lobos marinos (Aurioles 1988, Boyd 1967, Glynn 1961, Kato 1974) y ballenas (Matthews 1932).

Las investigaciones realizadas sobre el recurso langostilla durante la fase adulta han sido discontinuas y escasas, pero la información existente (Longhurst, 1968) nos permite considerarla

como un recurso potencial con perspectivas de desarrollo pesquero. Por tal motivo, se ha considerado importante realizar un estudio para conocer las variaciones en su distribución por tallas, sexos, densidad (kg/ha) sobre todo durante las fases juvenil y adulta en la costa occidental de Baja California, ya que esta zona es considerada la de mayor concentración del recurso. Se considera la etapa adulta a partir de el momento de la madurez sexual. Datos obtenidos de varios cruceros sugieren que es posible encontrar hembras ovígeras desde los 16 ó 17 mm de longitud estandar de caparazón (LEC). Este dato concuerda con el obtenido por Boyd y Johnson (1963), quienes mencionan que la langostilla alcanza la madurez sexual alrededor de los 16.2 mm de LEC.

Este trabajo es un análisis sobre la distribución de tallas, proporción de sexos y densidad de este crustáceo durante el invierno 1988–89 y verano de 1989 entre los paralelos 24° y 28° N de la costa occidental de Baja California.

MATERIAL Y METODOS

La información analizada proviene de dos cruceros; uno realizado durante el mes de febrero y otro en el mes de julio de 1989 abordo del buque oceanografico El Puma, que está adaptado para realizar arrastres por popa. Se efectuaron un total de 66 arrastres sobre 5 transectos más o menos perpendiculares a la costa que coinciden cerca de los paralelos unitarios correspondientes (Fig. 1; Tablas 1 y 2).

El área de estudio cubrió desde Bahía Sebastián Vizcaíno al norte (28°N), hasta el sur de Isla Santa Margarita (24°N). El criterio

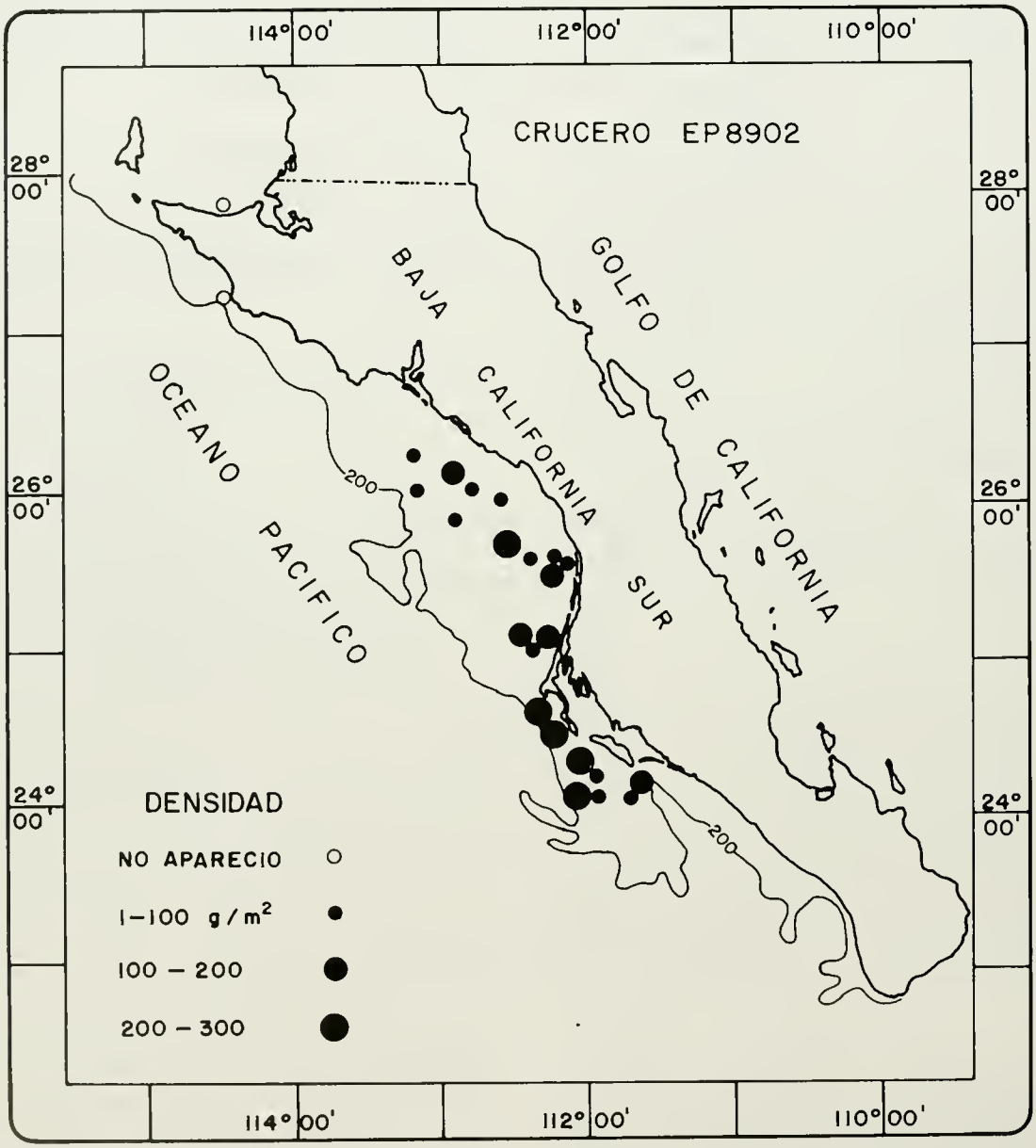


Figura 1. Distribución de densidades de la langostilla *Pleuroncodes planipes* durante la temporada de invierno de 1988–1989 en la costa occidental de la peninsula de Baja California, México.

TABLA 1. Localización geográfica de la red de estaciones que se llevaron a cabo durante el invierno de 1988–1989, en la costa occidental de la peninsula de Baja California Sur, México.

Estación	Latitud	Longitud	Profundidad (m)
1	27° 57.470'	114° 30.974'	40
2	26° 19.239'	113° 25.088'	80
3	26° 05.527'	113° 15.95'	130
4	26° 10.727'	112° 35.958'	60
5	26° 02.826'	112° 35.620'	68
6	26° 08.680'	112° 51.180'	88
7	25° 55.329'	112° 59.157'	120
8	25° 41.760'	112° 36.929'	87
9	25° 36.768'	112° 22.230'	80
10	25° 30.152'	112° 15.03'	55
11	25° 28.295'	112° 11.223'	25
12	25° 14.308'	112° 15.685'	50
13	25° 07.861'	112° 16.658'	50
14	25° 08.554'	112° 20.276'	85
15	25° 07.49'	112° 31.289'	168
16	24° 39.37'	112° 19.31'	106
17	24° 33.729'	112° 17.153'	135
18	24° 15.19'	111° 52.275'	102
19	24° 16.645'	115° 50.725'	94
20	24° 16.645'	111° 57.721'	152
21	24° 09.798'	111° 57.721'	150
22	24° 12.195'	111° 32.44'	130
23	24° 16.477'	111° 29.15'	64

TABLA 2. Localización geográfica de la red de estaciones que se llevaron a cabo durante el verano de 1989, en la costa occidental de la peninsula de Baja California Sur, México.

Estación	Latitud	Longitud	Profundidad (m)
1	28° 50.527'	114° 48.036'	90
2	28° 47.370'	114° 34.747'	86
3	28° 48.840'	114° 35.850'	80
4	28° 40.000'	114° 44.000'	103
5	28° 33.641'	115° 01.701'	143
6	28° 28.40'	115° 18.880'	215
7	28° 14.941'	114° 38.00'	94
8	28° 07.144'	115° 00.142'	85
9	27° 56.300'	114° 28.400'	31
10	27° 54.270'	115° 01.910'	66
11	26° 18.340'	113° 25.530'	85
12	26° 17.250'	112° 56.340'	63
13	26° 01.07'	113° 36.26'	69
14	26° 13.392'	113° 13.347'	140
15	25° 54.67'	112° 59.00'	127
16	25° 38.44'	113° 01.21'	228
17	25° 40.672'	112° 33.164'	95
18	25° 37.225'	112° 24.044'	82
19	25° 27.514'	112° 11.430'	30
20	25° 11.137'	112° 15.857'	55
21	25° 06.283'	112° 16.792'	180
22	25° 09.206'	112° 24.38'	98
23	24° 39'	112° 17.5'	98
24	24° 33'954"	112° 20'729"	208
25	24° 11'39"	111° 59'006"	179
26	24° 17'86"	111° 54'31"	108
27	24° 09.858'	111° 56.402'	140
28	24° 14.734'	111° 48.690'	94
29	24° 10.310'	111° 30.220'	147
30	24° 13.000'	111° 26.860'	75
31	23° 33.194'	110° 21.125'	35

principal para establecer cada estación fue la factibilidad de llevar a cabo lances positivos, es decir donde el fondo fuese de fango, arena o cuando más grueso de grava. El arte de pesca utilizado fue la red camaronera con 20 m de boca, luz de malla de 3 cm y altura de la red de 9 m. La duración de cada lance varió entre 10 a 30 minutos con una velocidad de arrastre de entre dos y tres nudos.

En cada estación se registró (con termómetro y salinómetro), la temperatura y salinidad de la superficie, a media agua y de fondo con botellas Van Dorn. La ecosonda indicaba la profundidad y perfil del fondo. La colocación del buque en viajes posteriores a la selección de estaciones se logró mediante el uso de un navegador por satélite.

Una vez descargada la captura a bordo se procedió a efectuar la separación en los grupos faunísticos mayores, tanto de peces como de macroinvertebrados. El peso total de cada grupo se registró mediante un dinamómetro de capacidad de 100 kg a 1 kg. La muestra del arrastre se homogenizó con palas y posteriormente se procedió a extraer una submuestra al azar de langostilla. Se tomaron datos de longitud estandar del caparazón, el peso húmedo, y la proporción de sexos.

Para cada captura se tomaron los datos referentes a la fecha, hora, localización geográfica, profundidad, duración del arrastre, y otras observaciones como parámetros bióticos y abióticos (agua y sedimento), composición faunística de la captura y datos de peso y abundancia de los grupos.

El trabajo de gabinete consistió básicamente en la creación de un archivo de datos que contenía la siguiente información: (a) Posición geográfica del lugar donde se realizó el muestreo; (b) hora del lance; (c) la velocidad del arrastre (en cada uno de ellos) expresada en km/h (nudos); (d) el área de arrastre, la cual fue calculada de la siguiente manera: AS = (boca de la red en m) × (velocidad específica de arrastre en m/h) × (tiempo específico de arrastre en horas); (e) peso total de la captura; (f) peso de langostilla; (g) peso de fauna; (h) la biomasa total, que fue transformada dividiendo el peso total de cada grupo faunístico en relación al área de arrastre. Dado que la boca de la red se reduce durante el arrastre por efecto de muchas variables, el área arrastrada también disminuye, de tal manera que las estimaciones de densidad aqui presentadas son consideradas como densidades mínimas existentes en el área. Por otra parte el llamado coeficiente de capturabilidad para esta especie no se conoce; sin embargo suponemos es mayor al aplicado en la mayoría de los peces cuya velocidad de escape es más grande; por tal razón no se aplica ninguna corrección de este tipo. Esto infiere que el coeficiente de capturabilidad se acerca a 1. Dado que la langostilla realiza migraciones verticales circadianas (Boyd 1967), podrían esperarse menores capturas y por tanto densidades durante la noche que es cuando este crustáceo se mueve hacia la superficie. Sin embargo, se sabe que las capturas medias de día y noche no difieren significativamente (Aurioles, en prensa).

Para obtener la distribución y abundancia de la langostilla en el área de estudio, se integró en mapas la densidad de langostilla de cada estación por crucero efectuado. Para la distribución por tallas, considerando que existe dimorfismo sexual entre machos y hembras (Serrano y Aurioles, este volumen), se construyeron gráficas de distribución de frecuencia de tallas por latitud y por sexos separados para el invierno 1988–1989 y verano de 1989. Posteriormente se realizó un análisis de variancia con las tallas medias obtenidas para cada latitud (con una de 0.05). Esta prueba nos permitió verificar si existía diferencia significativa entre las mismas (Zar 1984). Para detectar entre que grupos de tallas se encontraban estas diferencias y el grado de homogeneidad de los mismos, se aplicó la prueba de

Tukey y de Scheffé (Zar 1984).

En cuanto a la distribución por tallas en relación a la profundidad, se compararon las tallas medias con el análisis de variancia y la prueba de Tukey (Zar 1984), separándolas por intervalos de profundidad (0–50, 51–100, 101–150, 151–200, y 201–250 m). Cabe señalar que en la temporada de invierno no se realizaron arrastres a profundidades mayores de 150 m, mientras que en el verano se realizaron muestreos hasta profundidades de 250 m.

RESULTADOS

Crucero de Febrero de 1989

Los resultados de los arrastres obtenidos se presentan en un cuadro (Tabla 3) donde se muestra la latitud, captura, valores de densidad total y promedio, y temperatura de un total de 25 lances que se llevaron a cabo entre el 26 de febrero al 4 de marzo de 1989. Los valores registrados durante este crucero referentes a los patrones de densidad de langostilla indicaron un aumento bien definido de norte a sur (Fig. 1). Los valores de temperatura en el sedimento no presentaron amplias variaciones en la zona de estudio ya que se encontraron entre 13° y 15°C.

Respecto a la distribución por tallas en hembras (Fig. 2), las tallas tienden a aumentar de sur a norte. Al aplicar el análisis de variancia y las pruebas de Tukey y Scheffé a las tallas medias obtenidas en cada latitud, se encontró que estas fueron significativamente diferentes ($P < 0.05$, g.l. 322, $F = 20.33$).

Por profundidad se encontró que las tallas medias obtenidas fueron muy similares entre la latitud 24° y 25°N. Para la latitud 26°N, se comprobó que existían diferencias entre las tallas medias ($P < 0.05$, g.l. 70, $F = 45.15$).

Con respecto a los machos se encontró un patrón de distribución similar al encontrado en las hembras (Fig. 3), ya que las tallas aumentaron de sur a norte. Sin embargo la diferencia estadisticamente significativa fue la que se encontró entre la latitud 24° y la 25° y 26° N respectivamente ($P < 0.05$, g.l. 391, $F = 29.20$). No se encontró diferencia entre las tallas medias de las latitudes 25° y 26°N.

En cuanto a la proporción de sexos, la latitud 24° N presentó una relación de 1:0.79. De esta proporción, 70% de las hembras eran ovígeras. En la latitud 25° N la proporción sexual fue de 1:1.17, y de estas hembras el 80% eran ovígeras. En la latitud 26° N la proporción de sexos fué de 0.55 para machos y de 0.44 para hembras; de éstas últimas, el 77% se trataba de hembras ovígeras.

Crucero de Julio de 1989

Los resultados obtenidos de un total de 41 arrastres que se efectuaron entre el 5 y el 12 de julio de 1989 fueron concentrados en un cuadro (Tabla 4) donde se muestran los mismos parámetros que en el caso del crucero de febrero de 1989.

Los valores encontrados de densidad promedio estimadas fueron mucho mayores que los registrados en el crucero de febrero de 1989. La densidad (kg/ha) presentó dos zonas de mayor abundancia; una localizada en la latitud 24° N y otra en la latitud 28° N (Fig. 4). Los valores de temperatura en el fondo (sedimento) fluctuaron entre 11° y 16°C.

En cuanto al patrón de distribución por tallas de las hembras en las diferentes latitudes, se encontró el mismo patrón de incremento de sur a norte (Fig. 2). Con respecto a la distribución por tallas en relación a la profundidad de la latitud 24° N, se encontró que las tallas aumentaron significativamente solo de la profundidad 50–100 m con respecto a todas los demas intervalos de profundidad (Tukey, $P < 0.05$, g.l. 189, $F = 7.8$). No existieron diferencias entre las tallas medias de los demas intervalos de profundidad.

En el caso de los machos, se encontró un patrón similar al de las hembras en cuanto a latitud, donde las tallas medias aumentaron de sur a norte, con diferencias significativas entre la latitud 24° (LEC 25.15) y las latitudes 25° y 26° N (LEC 26.54 y 27.23). Asimismo se encontró diferencias entre las tallas medias de las latitudes 25° y 26° N con la encontrada en la latitud 28 (LEC 28.54).

Por profundidad no se detectó un patrón definido de distribución.

En cuanto a la proporción de sexos, para todos los transectos fue cercana a 1:1.

DISCUSION

Densidad

Las diferencias en las densidades promedio encontradas entre invierno y verano de 1989 (siendo mayores en verano), podrían estar asociadas con el fenómeno de surgencias de la siguiente manera.

En la península de Baja California, existen dos zonas sumamente importantes de surgencia, una situada frente a Bahía Magdalena alrededor de los 24° N y la otra que se encuentra localizada entre Punta Eugenia y Punta San Hipólito, en los 27° y 28° N. Algunos autores (Reid et al. 1958, Roden 1972, Cervantes 1988) entre otros, mencionan que este fenómeno de surgencia generalmente se presenta durante todo el año pero que la máxima intensidad ocurre en primavera y principios de verano, época donde se presenta la mayor intensificación de los vientos del noreste. En el verano se detectaron dos regiones de concentración notables (Fig. 3): una localizada al norte de Punta Eugenia y la otra frente a Bahía Magdalena. Estos dos manchones coinciden con las zonas antes mencionadas.

La mayor concentración de langostilla en el período de verano puede ser el resultado de la influencia de estas surgencias, que se caracterizan por ser altamente estacionales; sus aguas son frías y ricas en nutrientes, condición que permite al fitoplancton y al zooplancton multiplicarse rápidamente (Cervantes 1988). El

TABLA 3. Valores estimados de captura, densidad y temperatura de sedimentos durante la temporada de invierno de 1988–1989 en la costa occidental de la peninsula de Baja California Sur, México.

Latitud (N)	Profundidad (m)	Temperatura (°C)	Captura total (kg)	Captura media (kg)	Densidad total (kg/ha)	Densidad media (kg/ha)
26°	50–150	14–15	866.0	173.2	302.0	50.0
25°	0–150	13–15	3737.0	415.22	880.0	110.0
24°	50–150	14	3572.0	510.28	1133.0	510.28

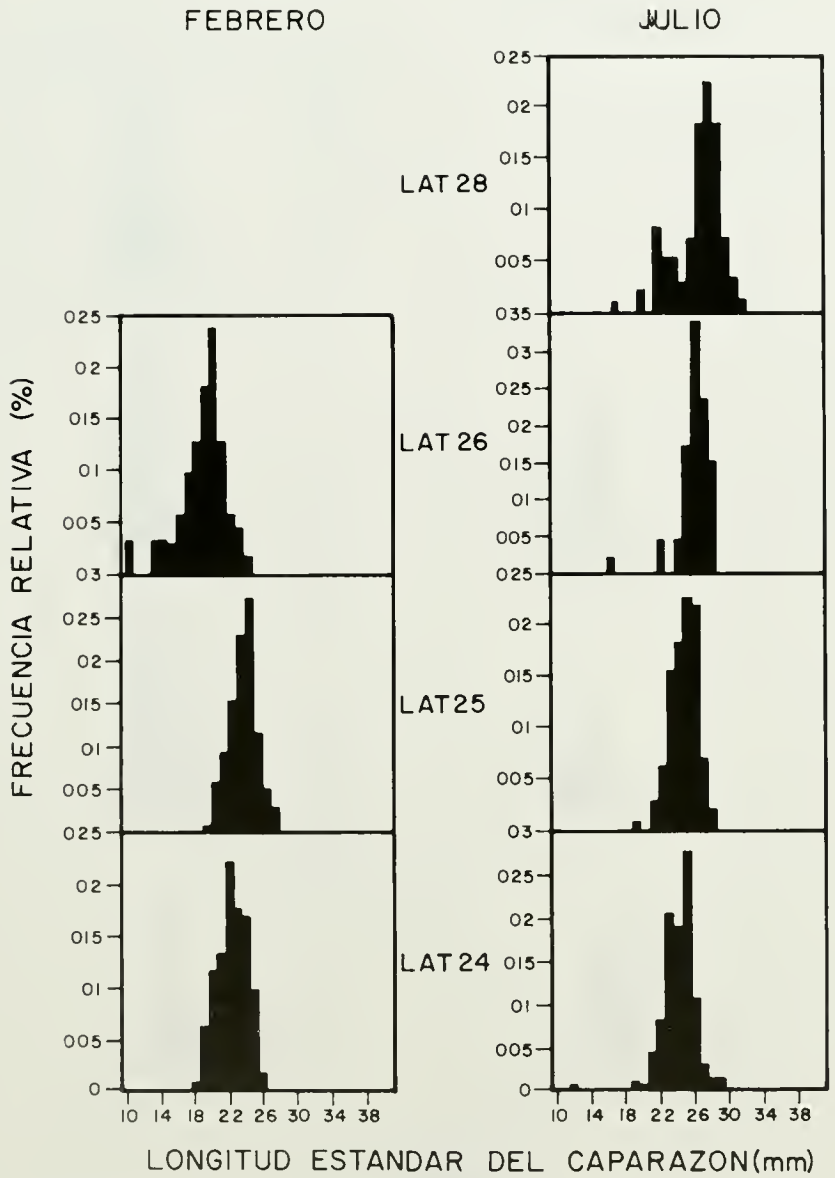


Figura 2. Distribución de frecuencia de tallas de *Pleuroncodes planipes* para hembras durante el invierno de 1988–1989 y verano de 1989 en la costa occidental de la península de Baja California, México.

plancton es el componente principal de la dieta de las langostillas durante la llamada fase pelágica (Longhurst 1967, Blackburn 1969, Kato 1974). Por esta razón, la langostilla se concentra en aquellas zonas donde quedan parches de aguas más frías, pudiendo ser esto indicador de surgencias (Cervantes 1988). Es notable que el área de la plataforma continental donde se puede encontrar langostillas se reduce en verano, dejando de haber entre los 0 y 100 m de profundidad, por lo que existe un retiro de la población de las aguas someras hacia las más profundas, causando esto también un aumento en la concentración de langostilla (Aurioles, en prensa).

Por otra parte, durante la época de invierno, el patrón de densidad de langostillas indicó un aumento en este parámetro de norte a sur (Fig. 1; Tabla 3), concentrándose frente a las bocas de Bahía Magdalena, zona que además de ser rica en nutrientes es diseminadora de gran cantidad de materia orgánica (Arvizu et al. 1974), lo que en parte explicaría su abundancia.

Por otra parte se detectaron menores densidades que en el verano. Esto quizás debido a que en la temporada de invierno la langostilla se dispersa en casi toda la plataforma porque encuentra las condiciones necesarias para su desarrollo, tales como temperaturas bajas y cantidad de nutrientes adecuada. La temperatura del sedimento en el invierno fue sumamente estable (13–15°C), mientras que en el verano, se detectó una variación más alta (11–16°C). Aurioles (en prensa) ha analizado datos de 8 cruceros, donde se demuestra que la langostilla es más frecuente y abundante en masas de agua con temperatura entre los 13° y 16°C

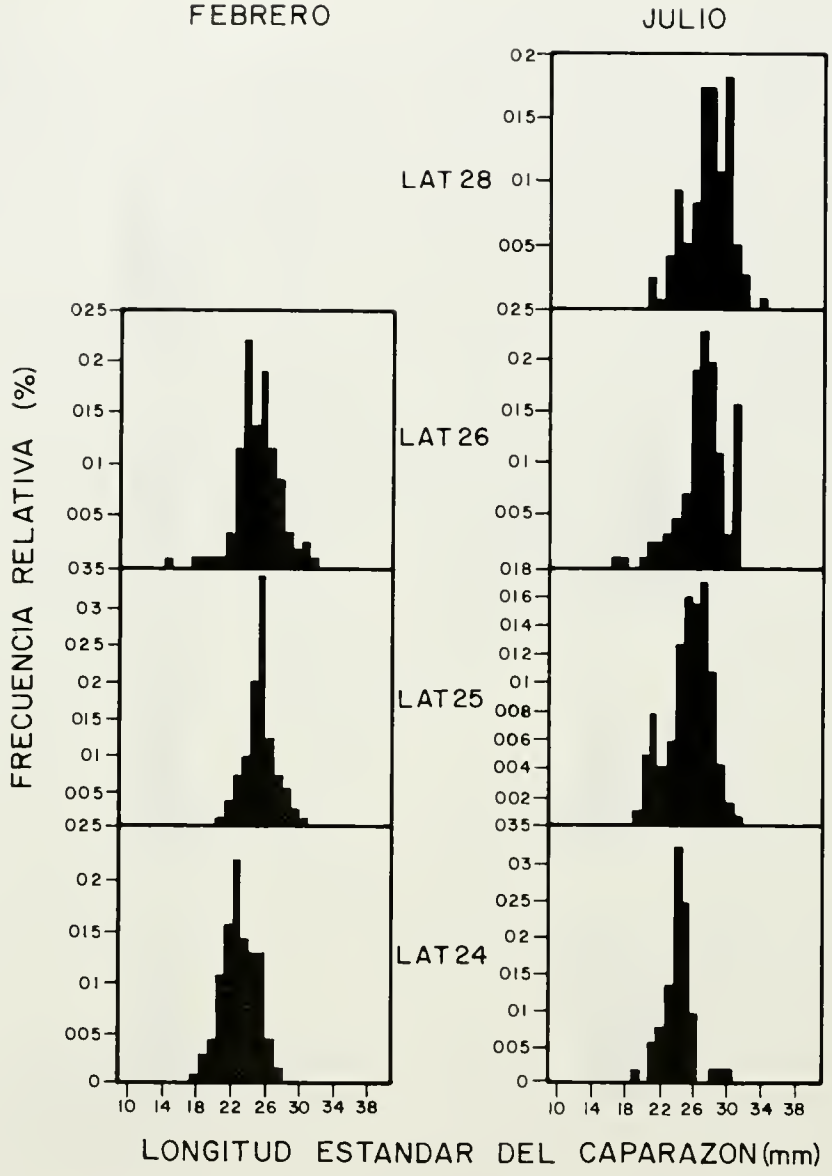


Figura 3. Distribución de frecuencia de tallas de *Pleuroncodes planipes* para machos obtenidas durante el invierno de 1988–89 y el verano de 1989 en la costa occidental de la península de Baja California, México.

Distribución por Tallas

Con respecto a los patrones de distribución por tallas no se encontraron diferencias importantes entre ambas temporadas ya que las tallas tienden a aumentar de sur a norte tanto para machos como para hembras en ambos períodos. Por profundidad el patrón de distribución por tallas fue muy variable. En algunos casos se observó que las tallas tienden a aumentar conforme se incrementa la profundidad, pero en otros las tallas tienden a ser homogéneas. Existen dos posibilidades que podrían explicar este hecho: (1) las condiciones de alimento disponible (fitoplancton y materia orgánica particulada) hayan sido mayores en la región norte, causando un ligero crecimiento diferencial ó (2) que haya existido un movimiento de langostillas de tallas mayores de sur a norte.

En términos generales las tallas registradas durante el invierno son menores que en el verano. Esta diferencia puede estar relacionada con el crecimiento. El período reproductivo de la especie es entre noviembre y abril (Kato 1974), por tanto, las langostillas muestreadas en febrero (hembras, 23.2 mm, machos, 24.5 mm, LEC), tienen alrededor de un año de edad de acuerdo con Boyd (1962), mientras que las langostillas del verano (hembras, 25.6 mm, machos, 26.8 mm, LEC) están cerca del año y medio.

Con respecto a la proporción de sexos la relación global fue básicamente 1:1 en ambas temporadas. Durante el invierno, se registraron entre un 70 y 80% de hembras ovígeras, que sugiere el momento más intenso de la reproducción.

LITERATURA CITADA

Aurioles G. D. 1988. Behavioral ecology of California sea lions in the Gulf of California. Ph. D. Thesis, University of California, Santa Cruz, California, U.S.A.

TABLA 4. Valores estimados de captura, densidad, y temperatura de sedimentos obtenidos durante la epoca de verano de 1989 en la costa occidental de la peninsula de Baja California Sur, México.

Latitud (N)	Profundidad (m)	Temperatura de sedimento (°C)	Captura total (kg)	Captura media (kg)	Densidad total (kg/ha)	Densidad media (kg/ha)
28	50–100	11–13	3188.0	637.0	1592.0	318.0
26	100–150	12.5–15	159.37	53.12	132.1	51.0
25	0–250	11–16	1221.89	203.64	1247.9	253.0
24	50–250	13–16	4543.21	649.03	3972.0	662.0

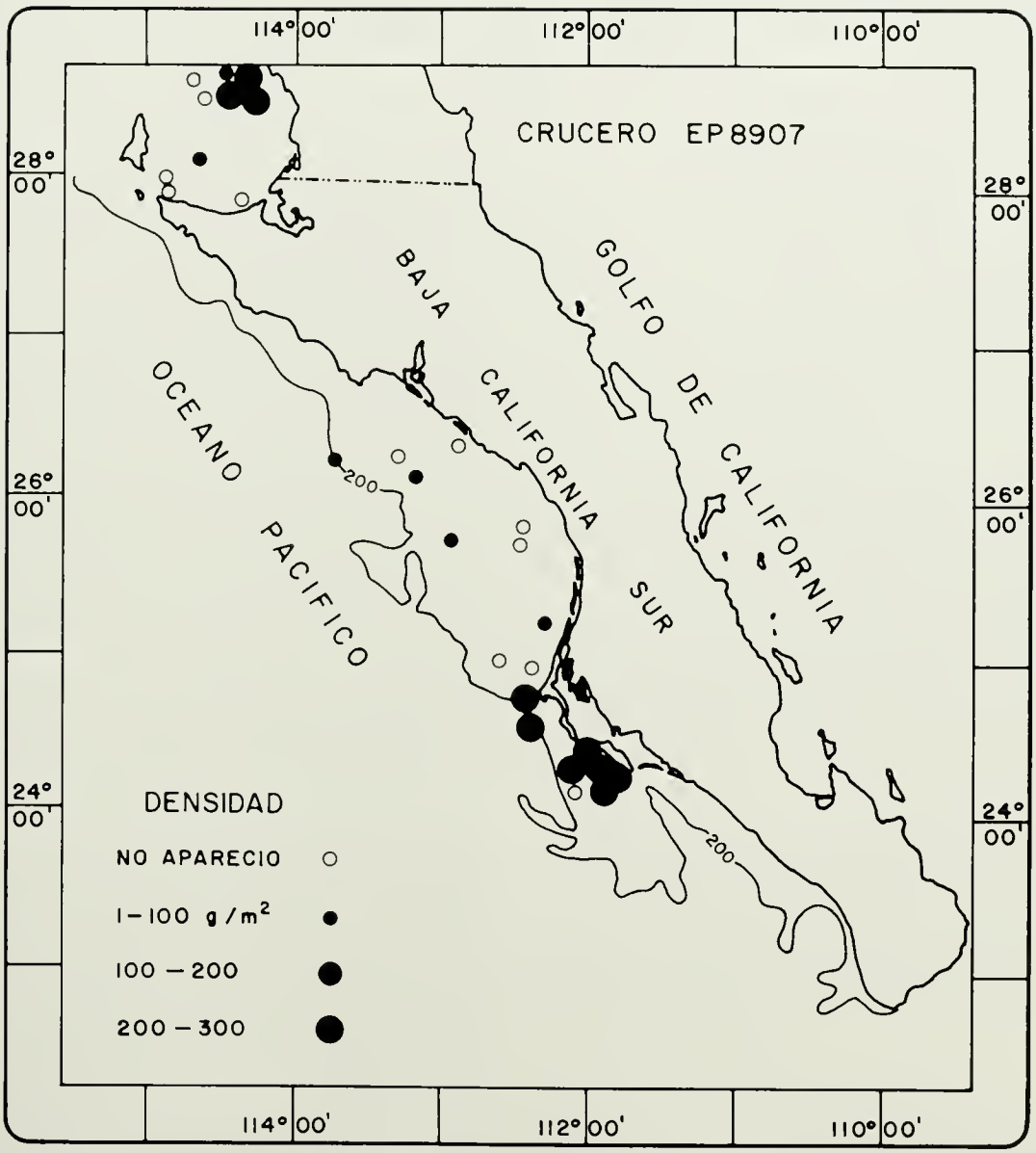


Figura 4. Distribución de densidades de la langostilla *Pleuroncodes planipes* durante la temporada de verano de 1989 en la costa occidental de la peninsula de Baja California, México.

Aurioles G., D. En prensa. Inshore–offshore movements of pelagic red crabs *Pleuroncodes planipes* off the Pacific coast of Baja California Sur, México. Crustaceana.

Alverson, F. G. 1963. The food of yellowfin and skipjack tunas in the eastern tropical Pacific. Inter-American Tropical Tuna Commission Bulletin 7 (5):95–396.

Arvizu, J., E. García, e I. Morales. 1974. Estudio preliminar sobre langostilla *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Crustacea, Galatheidae) de la costa occidental de Baja California y Golfo de California. Serie Científica, Instituto Nacional de Pesca, México 1:1–10.

Blackburn, M. 1969. Conditions related to upwelling which determine distribution of tropical tunas off western Baja California. Fishery Bulletin 68:147–176.

Boyd, C. M., y M. W. Johnson. 1963. Variations in the larval stages of decapod crustacean *Pleuroncodes planipes* Stimpson (Galatheidae). Biological Bulletin 124 (3):141–152.

Boyd, C. M. 1967. The benthic and pelagic habitats of the red crab *Pleuroncodes planipes*. Pacific Science 21:394–403.

Cervantes, D. R. 1988. Estructura hidrográfica y condiciones de surgencia frente a Punta Eugenia, B.C.S., México. Tesis profesional, CICIMAR, IPN.

Glynn, P. W. 1961. The first recorded mass stranding of pelagic crabs, *P. planipes*, at Monterey Bay, California, since 1859, with notes on their biology. California Fish and Game 47: 97–101.

Kato, S. 1974. Development of the pelagic red crab (Galatheidae, *Pleuroncodes planipes*) fishery in the eastern Pacific Ocean. Marine Fishery Reviews, NOAA 36 (10):1–9.

Longhurst, A. R. 1967. The biology of mass occurrences of galatheid crustaceans and their utilization as a fisheries resource. Proceedings of the World Scientific Meeting of the Biology and Culture of Shrimps and Prawns, FAO, Fishery Report 57:95–110.

Matthews, L. H. 1932. Lobster-krill, anomuran Crustacea that are the food of whales. Discovery Report 5:467–489.

Reid, J. L., Jr., G. I. Roden, y J. G. Wyllie. 1958 . Studies of the California Current System. CalCOFI Reports 27:15–23.

Roden, I. G. 1972. Large-scale upwelling off northwestern México. Journal of Physical Oceanography 2:184–189.

Zar, J. H. 1984. Biostatistical Analysis. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey, U.S.A.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 22 1 November 1992

Systematics and Zoogeography of Eastern Pacific Stenopodidean Shrimps (Crustacea: Decapoda)

Joseph W. Goy

Department of Biology, Texas A&M University, College Station, Texas 77843, U.S.A.

ABSTRACT.—There are few records of stenopodidean shrimps from the eastern Pacific. Recent research has revealed at least five species in this area. The Stenopodidea is an infraorder of mainly tropical decapods divisible into two distinct ecological groups: (1) a shallow-water coralline habitat group (*Odontozona rubra*, *Microprosthema emmiltum*, and *Stenopus hispidus* in the eastern Pacific) and (2) a group mostly commensal in deep-water hexactinellid sponges (*Spongicoloides galapagensis* and *Odontozona spongicola* in the eastern Pacific). Stenopodidean shrimps of the genera *Stenopus* and possibly *Odontozona* have larval stages with the capacity for long-distance dispersal, so there is a strong probability that other stenopodids are present in the coralline habitats of the eastern Pacific. *Microprosthema emmultum* is a geminate species of the western Atlantic *Microprosthema semilaeve*. The number of recognized species of stenopodidean shrimps in the eastern Pacific is low mainly because of the cryptic behavior of the shallow-water coralline species and lack of sampling for the deep-water commensals of hexactinellid sponges. Further study both shallow water and deep water in the eastern Pacific will probably yield new species and produce range extensions for known species of stenopodids. Illustrations, diagnoses, and a key to the five recognized eastern Pacific species of stenopodids are presented.

RESUMEN.—La información disponible acerca de 108 camarones stenopodideos del Pacifico es escasa. Estudios recientes acerca de estos organismos han revelado la presencia de por lo menos 5 especies en esta área geográfica. Los Stenopodidea forman una infraorden de decápodos, principalmente tropicales, que pueden ser divididos en dos grupos ecológicos distintos: (1) un grupo que encuentra su habitat en corales de aguas someras (*Odontozona rubra*, *microprosthema emmiltum* y *Stenopus hispidus* en el Pacífico este) y (2) un grupo que es principalmente comensal de las esponjas Hexactinellida de aguas profundas (*Spongicoloides galapagensis* y *Odontozona spongicola* en el Pacífico este). Los camarones stenopodideos del género *Stenopus*, y posiblemente del género *Odontozona*, poseen estadios larvarios con capacidad para dispersarse sobre distancias muy largas, de tal manera que existe una gran probabilidad que otras especies de stenopodideos se encuentren presentes en el habitat coralino del Pacífico este. *Microprosthema emmiltum* es una especie gemela de *Microprosthema semilaeve* que se encuentra en el Atlántico oeste. El bajo número de camarones stenopodideos reconocidos en el Pacífico se debe principalmente al comportamiento críptico de las especies que ocupan las zonas coralinas someras y a la ausencia de muestreos para recolectar los comensales de las esponjas Hexactinellida de aguas profundas. Estudios complementarios en el Pacífico este, tanto en aguas someras como en aguas profundas, probablemente permitirán descubrir especies nuevas y ampliar los límites de distribuciones de las especies de stenopodideos conocidas. Se presentan ilustraciones, diagnosis y una clave de identificación de las 5 especies de stenopodideos conocidas del Pacífico este.

INTRODUCTION

Five stenopodidean shrimps are known from the eastern Pacific. The first reported specimen was collected by the U.S. Fish Commission Steamer "Albatross" in 1888. Ninety-two years later, it was described as a new species, *Spongicoloides galapagensis* Goy, 1980. Subsequent collections by Th. Mortensen in 1916 at Taboga Island, Panama, yielded two more species, *Microprosthema emmiltum* Goy, 1987, and *Stenopus hispidus* (Olivier, 1811). Additional specimens of *M. emmiltum* were collected by W. Schmitt in 1933 and 1934 from the Galapagos Islands and by A. Kerstitch in 1981, 1989, and 1990 from the Gulf of California. The fourth stenopodid found in the eastern Pacific is *Odontozona rubra* Wicksten, 1982, based on material collected in 1979 and 1981 in Mexico, but a specimen that remained unidentified in the Allan Hancock Collection was collected earlier in 1935 from Gorgona Island, Colombia. *Odontozona spongicola* (Alcock and Anderson, 1899) was originally described from two specimens found in the Indian Ocean and was the last stenopodidean shrimp collected from the eastern Pacific in, 1950 by the R/V "Velero IV" off Santa Catalina Island, California. The present paper reviews the records of these five species in the eastern Pacific, their systematics, and zoogeography. It also discusses other stenopodidean shrimps that are likely to be found in this region with more extensive sampling of shallow and deep water.

MATERIALS AND METHODS

Specimens utilized in this study were made available from the museum collections under the care of Drs. A. Bruce, J. Haig, R. Manning, and T. Wolff. Additional uncatalogued specimens of *Microprosthema emmiltum* were supplied by Mr. Alex Kerstitch

(Sea of Cortez Enterprises, Tucson, Arizona). Abbreviations used in the text are as follows: ZMD, Zoologisk Museum, Copenhagen, Denmark; USNM, National Museum of Natural History, Washington, D.C., U.S.A.; NTM, Northern Territory Museum of Arts and Sciences, Darwin, Australia; AHF, Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, California, U.S.A.

Key to the Species of Eastern Pacific Stenopodidean Shrimps

1. Body compressed. Telson narrow, lance-shaped. Endopodite of uropod with two dorsal ridges, a strong median one and a weak inner one, inner ridge with some dorsal hairs, inner ridge sometimes absent. Third maxilliped with long distinct exopodite. ..2
— Body depressed. Telson broad, subquadrangular or subtriangular. Endopodite of uropod with one median dorsal ridge. Third maxilliped with exopodite well developed or absent. 4
2. Carapace and abdomen densely covered with uniformly distributed strong spines arranged in longitudinal rows. Spines erect, curved forward on carapace and first 3 abdominal somites, last 3 abdominal somites with straight posteriorly directed spines. Rostrum with dorsal and lateral spines but no ventral spines. .....*Stenopus hispidus* (Olivier, 1811)
— Abdomen without spines dorsally, carapace with a cincture of spinules along posterior margin of cervical groove (often more parallel cinctures present). Rostrum with dorsal and ventral spines, lateral spines sometimes present. 3
3. Posterior half of carapace, behind cincture of spinules along cervical groove, with distinct transverse row of spinules. Carapace not swollen. Abdominal somites with grooves. .....*Odontozona rubra* Wicksten, 1982
— Posterior half of carapace, behind cincture of spinules along cervical groove, without spinules. Carapace swollen. Abdominal somites without grooves. .....*Odontozona spongicola* (Alcock and Anderson, 1899)
4. Exopodite of second maxilliped present. Third maxilliped with exopodite long and slender, with propodal setiferous organ. First pereiopod with setiferous organ at ventral side of anterior part of carpus and posterior part of propodus. .....*Microprosthema emmiltum* Goy, 1987
— Exopodite of second maxilliped absent. Third maxilliped without exopodite and propodal setiferous organ. First pereiopod without setiferous organ. .....*Spongicoloides galapagensis* Goy, 1980

SYSTEMATICS

Stenopodidae Huxley, 1878

Stenopus Latreille, 1819

Stenopus hispidus (Olivier, 1811)
(Fig. 1A)

Restricted synonomy:

Squilla Groenlandica Seba, 1761:54, figs. 6, 7.

Astacus muricatus Olivier, 1791:346.

Penaeus borealis Latreille, 1802:250.

Palaemon hispidus Olivier, 1811:666.—Latreille 1818:5, pl. 319, fig. 2.

Palaemon longipes Latreille, 1818:3, pl. 293, fig. 4.

Stenopus hispidus—Latreille 1819:71; Holthuis 1946:12, pl. 1, Figs. a-g; Goy 1987:724.

Material examined.—Male, total length 49.6 mm, ZMD, Pacific Ocean, Taboga, Panama, 8°47′35″N, 79°33′15″W, Th. Mortensen, April 1916.

Diagnosis.—Large shrimp (total length 30–67 mm) with a slender, compressed body, densely covered with spines. Carapace and first three abdominal somites with curved forward-directed spines. Last three abdominal somites with straight posteriorly directed spines. Rostrum strong, ultimate point reaching to about middle of second segment of antennular peduncle with dorsal and lateral spines but no ventral spines. Stylocerite short and pressed against basal antennular segment. Scaphocerite with outer margin entire for considerable distance before final tooth. Third maxilliped with ischium, merus and carpus provided with external row of spinules. Body white with red transverse bands on carapace, third and sixth abdominal somites, and third pereiopods.

Odontozona Holthuis, 1946

Odontozona rubra Wicksten, 1982
(Fig. 1B)

Odontozona rubra Wicksten, 1982:130, figs. 1, 2.—Kerstitch 1989:76, fig. 182.

Odontozona n. sp. Kerstitch, 1984:53.

Material examined.—Female, total length 16.0 mm, holotype, AHF type no. 793, Isla Blanca, off Guaymas, Sonora, Mexico (approximately 27°52′N, 110°52′W), depth 6–9 m, under rocks, Alex Kerstitch, 21 November 1979. Female, total length 20.8 mm, paratype, USNM 184957, Shepard's Rock, Cabo San Lucas, Baja California, Mexico (22°50′N, 109°53′W), depth 5–10 m, cliff, Alex Kerstitch, 26–28 July 1981. Four additional females, total lengths 12.1, 16.1, 16.6, and 17.1 mm (not type material), AHF, Shepard's Rock, Cabo San Lucas, Baja California, Mexico (22°50′N, 109°53′W), depth 5–10 m, cliff, Alex Kerstitch, 26–28 July 1981. Female, total length 9.5 mm, USNM 152360, Gorgona Island, Colombia, 2°58′N, 78°11′50″W, Allan Hancock Expedition #412-35, shallow water, under *Pavona* coral, 22 January 1935.

Diagnosis.—Small shrimp (total length 9.5–20.2 mm) with a slender, compressed body; carapace with few spinules, spinous cincture marking cervical groove; abdominal somites with grooves, no spinules. Rostrum not quite reaching as far as distal end of antennular peduncle, with dorsal, ventral and lateral spines. Stylocerite small, but sharp and distinct. Scaphocerite with concave, serrate outer margin, dorsal surface without spinules. Third maxilliped with few spinules on merus, other segments glabrous. Third pereiopods with segments spinous; other pereiopods glabrous. Posterior margin of telson with two strong lateral teeth and large median tooth. Body translucent with broad red bands on abdomen, red lines on carapace, and red bands on appendages.

Odontozona spongicola (Alcock and Anderson, 1899)
(Fig. 1C)

?*Richardina spongicola* Alcock and Anderson, 1899:291.

Richardina spongicola—Alcock 1899:pl. 42, figs. 4, 4a; Alcock 1901:146; Alcock 1902:273.

Odontozona spongicola—Holthuis 1946:40; Holthuis 1955:144, fig. 101b; Wicksten 1982:134.

Material examined.—Female, ovigerous, total length 17.2 mm, AHF, 4.5 miles ENE of Avalon, Santa Catalina Island, California (33°22′26″N, 188°14′55″W–33°22′05″N, 118°14′56″W), depth 604 m, R/V "Velero IV" sta. 1989-50, biological dredge, rocky bottom with worms, echinoderms and mollusks, 12 August 1950. Male, total length 13.1 m, NTM CR000724, 16°18.1′S, 120°18.7′E, depth 496–500 m, R/V "Soela" sta. NWS-67, A. J. Bruce, 5 February 1984.

Diagnosis.—Small shrimp (total length 13.1–26.0 mm) with a slender, compressed body; carapace swollen but thin, with spinous cincture marking cervical groove, second concentric but shorter row of spinules surrounds base of rostrum; rest of carapace and abdomen glabrous. Eyes without pigment. Rostrum strong, almost reaching to end of antennular peduncle, with dorsal spines along entire length, ventral spines on distal third. Few spinules on carpus

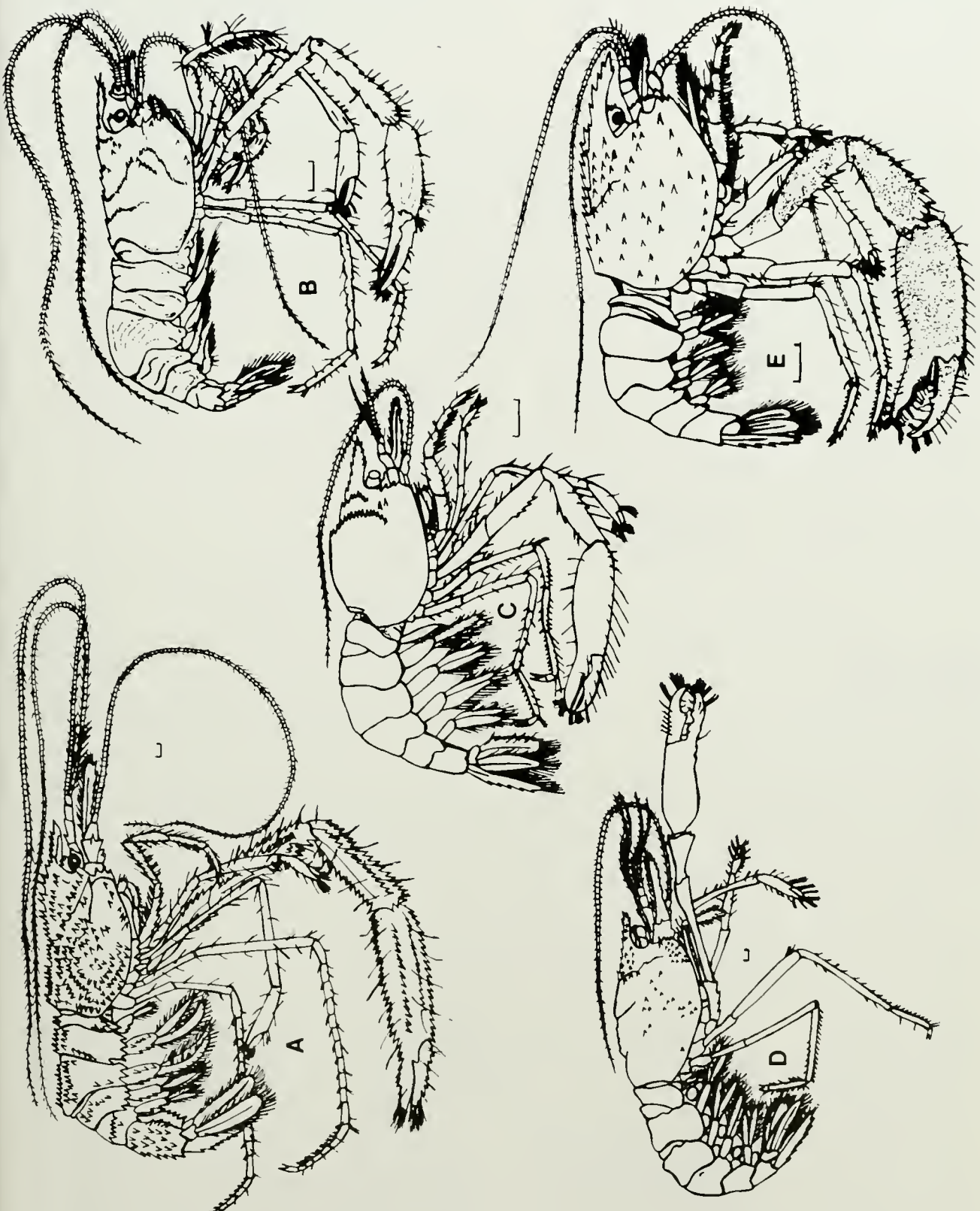


Figure 1. A, *Stenopus hispidus* (after Bate 1888); B, *Odontozona rubra* (after Wicksten 1982); C, *Odontozona spongicola* (NTM CR000724); D, *Spongicoloides galapagensis* (after Goy, 1980); E, *Microprosthema emmiltum* (after Goy 1987). Scale bars, 1.0 mm.

and merus of third pereiopods, rest of pereiopods glabrous. Posterior margin of telson without teeth, except for last two dorsomedian teeth that overlap margin. Color pattern unknown.

Spongicolidae Schram, 1986

Spongicoloides Hansen, 1908

Spongicoloides galapagensis Goy, 1980
(Fig. 1D)

Spongicoloides galapagensis Goy, 1980:760, figs. 1–4.

Material examined.—Female, ovigerous, total length 39.0 mm, holotype, USNM 180064, Galapagos Islands, 00°29′S,89°54′30″W, U.S. Fish Commission Steamer "Albatross" sta. 2818, depth 717 m, white and black sand, large beam trawl, bottom temperature 6.6°C, 15 April 1888.

Diagnosis.—Fairly large shrimp (total length 39.0 m), with stout, depressed body, generally glabrous. Carapace very thin, with distinct cervical groove; less distinct, shorter postcervical groove. Dorsal midline with five small spines anterior to cervical groove and four larger spines posterior to postcervical groove. Eyes without pigment. Rostrum short, compressed, extending almost to distal end of antennular peduncle with strong dorsal and ventral spines and weak lateral spines. Scaphocerite broad, quadrangular, dorsally bearing two faint longitudinal carinae; outer margin with 10 teeth. Third maxilliped with spinous ischium. Third pereiopod with spines on merus and ischium, dorsoventral propodal knobs; other pereiopods glabrous. Telson with six or seven lateral teeth and eight smaller teeth on posterior margin; uropodal exopodite with 13–18 teeth on outer margin, dorsally are strong and one weak ridge. Propodi and carpi of fourth and fifth pereiopods undivided, dactyli triunguiculate. Color pattern unknown.

Microprosthema Stimpson, 1860

Microprosthema emmiltum Goy, 1987
(Fig. 1E)

Microprosthema n. sp. Kerstitch, 1984:53.

Microprosthema emmiltum Goy, 1987:717, figs. 1–4.—Kerstitch 1989:75, fig. 181.

Material examined.—Female, ovigerous, total length 11.7 mm, uncatalogued, Isla San Pedro Martir, Gulf of California, Mexico, 28°39′40″N, 112°35′35″W, depth 13.7 m, under rock, in rubble/sand substrate, Alex Kerstitch, 4 August 1990. Female, ovigerous, total length 11.1 mm, paratype, AHF 8110, Los Frailes, north of Cabo San Lucas, Baja California, Mexico, 23°33′N, 109°24′W, depth 9.1 m, rock and sand, hand net, under rock, Alex Kerstitch, 8 July 1981. Female, ovigerous, total length 14.0 mm, paratype, AHF 161, Taboga Island, Panama, 8°47′35″N, 79°33′15″W, Th. Mortensen, April 1916. Female, total length 14.4 mm, uncatalogued, Bahía de San Lorenzo, Isla Venado (east side), Panama, 8°10′N, 82°10′W, depth 20 m, rock and coral, under dead coral slab, Alex Kerstitch, 27 June 1989. Female, ovigerous, total length 14.3 mm, paratype, USNM 231364, 1°17′38″S, 90°29′55″W, "Velero III" sta. 199-34, W. L. Schmitt, 30 January 1934. Female, total length 17.5 mm, holotype, USNM 231363, Isla Santa Maria (Floreana or Charles Island), Galapagos Islands, off Black Beach, 1°16′36″S, 90°29′42″W, "Velero III" sta. 33-33, rocky shores, W. L. Schmitt, 27 January 1933.

Diagnosis.—Small shrimp (total length 11.1–17.5 mm) with subcylindrical depressed body and few spinous processes; carapace covered with some small spines. Third pereiopods with minutely pitted surface giving scaly appearance; propodus with dorsal crista and numerous small spines dorsally and ventrally. Dorsal surface of abdominal somites glabrous; pleura of last 3 abdominal somites ending in small spines. Dorsal surface of uropodal endopodite with 1–3 spinules outside median ridge. Scaphocerite lobate with 4–5 very strong teeth on outer margin. Antennular and antennal flagella and fourth and fifth pereiopods red, rest of body white, appendages, carapace and abdomen tinged red.

DISCUSSION

The recorded geographic distribution of the five stenopodidean shrimps known from the eastern Pacific is shown in Figure 2. Three species, *Odontozona rubra*, *Microprosthema emmiltum*, and *Spongicoloides galapagensis* are so far known only from the eastern Pacific. The large gap in their distributions along the Mexican and Central American coasts probably can be explained by the lack of collecting in these waters. *Microprosthema emmiltum* shares numerous morphological characteristics with two western Atlantic species, *Microprosthema semilaeve* (Von Martens, 1872) and *Microprosthema manningi* Goy and Felder, 1988. It is an example of a geminate species of decapod crustacean from the eastern Pacific (Abele 1972, 1974). The shallow-water *O. rubra* and *M. emmiltum* are easily overlooked owing to their very small size and cryptic behavior. The lack of sampling of deep shelf waters of tropical regions worldwide as well as in the eastern Pacific is no doubt the principal reason why so few stenopodid commensals of glass sponges have been collected. With adequate sampling of deep water in the eastern Pacific, I expect additional species of *Spongicoloides*, *Spongicola*, and *Spongiocaris* will be found. Interestingly, all specimens of eastern Pacific stenopodids so far collected are female, except for the male *Stenopus hispidus* from Taboga Island.

Odontozona spongicola has a disjunct distribution in the Indo-Pacific. It was known only from the type material (two specimens) dredged in the Andaman Sea and off the Travancore coast, Indian Ocean (Alcock and Anderson 1899, Alcock 1901) and the one specimen collected off Santa Catalina Island, California (Wicksten 1982). I have examined a fourth specimen of this species taken from a hexactinellid sponge off the northwest shelf of Australia (Northern Territory Museum CR000724, Darwin, Australia). This type of disjunct Indo-Pacific distribution has been reported for other marine invertebrates, such as some gastropod mollusks (Kay, 1976), and has been explained by drastic ecological changes causing massive extinctions in parts of the species' range (Fleming 1979). However, since *O. spongicola* is found in a depth range of 496–911 m, a more suitable explanation may be that proposed by Gore (1985) for some Caribbean abyssobenthic caridean shrimp. He suggested that some deep-sea genera of decapod crustaceans may be relatively old and speciate slowly. Isolation of shrimp populations in deep sea basins would be expected to produce minor morphological variation that has lead to some taxonomic confusion at the species level. Gore (1985) felt the concept of geminate species, shown to hold for forms of shallower water, might be applicable to deep-sea forms as well. In the deep sea, the barrier would seem to be distance, which, even if crossed, would result in relatively little morphological change owing to postulated gene flow and slow rates of speciation.

With the record in the eastern Pacific, the distribution of *Stenopus hispidus* is almost circumtropical, although it has not yet been found in the eastern Atlantic (Holthuis 1946). *Stenopus hispidus* is another example of a species that has successfully crossed the East Pacific Barrier (Ekman 1953), much like some caridean shrimps that are found in the Indo-West Pacific region and also in the eastern Pacific region (Bruce 1979). The ability of larvae derived from adult shrimps in the Indo-West Pacific to postpone metamorphosis and settlement and survive may well have been important to colonization of the Galapagos Islands and the tropical eastern Pacific (Holthuis 1951, Bruce 1970). From on their larval

Figure 2. Geographic distribution of stenopodidean shrimps in the eastern Pacific.

developmental patterns other shallow-water stenopodidean shrimps that may be capable of crossing the East Pacific Barrier are *Stenopus tenuirostris* DeMan, 1888, *Stenopus pyrsonotus* Goy and Devaney, 1980, *Stenopus zanzibaricus* Bruce, 1976, *Odontozona sculpticaudata* Holthuis, 1946, and *Microprosthema validum* Stimpson, 1860 (Goy, unpublished observations).

LITERATURE CITED

Abele, L. G. 1972. Comparative habitat diversity and faunal relationships between the Pacific and Caribbean Panamanian decapod Crustacea: A preliminary report with remarks on the crustacean fauna of Panama. Bulletin of the Biological Society of Washington 2:125–138.

Abele, L. G. 1974. Species diversity of decapod crustaceans in marine habitats. Ecology 55:156–161.

Alcock, A. 1899. Crustacea. Part VII. Illustrations of the zoology of the Royal Indian Marine Survey Ship "Investigator," under the command of Commander T. H. Heming, R. N., plates 36–45.

Alcock, A. 1901. A Descriptive Catalogue of the Indian Deep-Sea Crustacea Decapoda Macrura and Anomala, in the Indian Museum. Being a Revised Account of the Deep-Sea Species Collected by the Royal Indian Marine Survey Ship "Investigator."

Alcock, A. 1902. A Naturalist in Indian Seas. John Murray, London, England.

Alcock, A., and A. R. Anderson. 1899. Natural History Notes from H. M. Royal Indian Marine Survey Ship "Investigator," Commander T. H.Heming, R. N., commanding.—Series III, No. 2. An

account of the deep-sea crustacea dredged during the surveying-season of 1897–98. Annals and Magazine of Natural History 7th ser., 3:278–292.

Bate, C. S. 1888. Report on the Crustacea Macrura collected by H. M. S. Challenger during the years 1873–76. Reports of the Voyages of the Challenger, Zoology 24:1–942.

Bruce, A. J. 1970. On the identity of *Periclimenes pusillus* Rathbun, 1906 (Decapoda, Pontoniinae). Crustaceana 19(3):306–310.

Bruce, A. J. 1976. Studies on Indo-West-Pacific Stenopodidea. I. *Stenopus zanzibaricus* sp. nov., a new species from East Africa. Crustaceana 31(1):90–102.

Bruce, A. J. 1979. The evolution and zoogeography of shallow-water tropical shrimps. Pp. 337–355 in Proceedings of the International Symposium on Marine Biogeography and Evolution in the Southern Hemisphere. Vol. 2. New Zealand Department of Industrial and Scientific Research, Auckland, New Zealand.

DeMan, J. G. 1888. Bericht über die von Herrn Dr. J. Brock im indischen Archipel gesammelten Decapoden und Stomatopoden. Archiv für Naturgeschichte 53:215–600.

Ekman, S. 1953. Zoogeography of the Sea. Sidgwick and Jackson, London, Engand.

Fleming, C. A. 1979. Evolution of the south pacific marine biota: The expanding fossil record. Pp. 5–25 *in* Proceedings of the International Symposium on Marine Biogeography and Evolution in the Southern Hemisphere. Vol. 2. New Zealand Department of Industrial and Scientific Research, Auckland, New Zealand.

Gore, R. H. 1985. Some rare species of abyssobenthic shrimp (families Crangonidae, Glyphocrangonidae and Nematocarcinidae) from the Venezuela Basin, Caribbean Sea (Decapoda, Caridea). Crustaceana 48(3):269–285.

Goy, J. W. 1980. *Spongicoloides galapagensis*, a new shrimp representing the first record of the genus from the Pacific Ocean (Crustacea: Decapoda: Stenopodidea). Proceedings of the Biological Society of Washington 93(3):760–770.

Goy, J. W. 1987. *Microprosthema emmiltum*, new species, and other records of stenopodidean shrimps from the eastern Pacific (Crustacea: Decapoda). Proceedings of the Biological Society of Washington 100(4):717–725.

Goy, J. W., and D. M. Devaney. 1980. *Stenopus pyrsonotus*, a new species of stenopodidean shrimp from the Indo-West Pacific region (Crustacea: Decapoda). Proceedings of the Biological Society of Washington 93(3):781–796.

Goy, J. W., and D. L. Felder. 1988. Two new species of *Microprosthema* from the western Atlantic (Crustacea: Decapoda: Stenopodidea). Journal of Natural History 22(5):1277–1292.

Hansen, H. J. 1908. Crustacea Malacostraca, I. Danish Ingolf Expedition 3(2):1–120.

Holthuis, L. B. 1946. Biological results of the Snellius expedition. XIV. The Decapoda Macrura of the Snellius Expedition. I. The Stenopodidae, Nephropsidae, Scyllaridae, and Palinuridae. Temminckia 7:1–178.

Holthuis, L. B. 1951. The subfamilies Eurythynchinae and Pontoniinae. A general revision of the Palaemonidae (Crustacea Decapoda Natantia) of the Americas, 1. Occasional Papers of the Allan Hancock Foundation 11:1–322.

Holthuis, L. B. 1955. The recent genera of the caridean and stenopodidean shrimps (class Crustacea, order Decapoda, supersection Natantia) with keys for their determination. Zoologische Verhandelingen 26:1–157.

Huxley, T. H. 1878. On the classification and the distribution of the crayfishes. Proceedings of the Zoological Society of London, pp. 752–788.

Kay, E. A. 1976. The status of faunistic studies of Pacific coral reef mollusks: 1974. Micronesica 12:187–191.

Kerstitch, A. 1984 Cabo San Lucas—Land's End. A look at one of Mexico's finest marine collecting sites. Freshwater and Marine Aquarium Magazine 7(7):39–54.

Kerstitch, A. 1989. Sea of Cortez Marine Invertebrates. A Guide for the Pacific Coast, Mexico to Ecuador. Sea Challengers, Monterey, California, U.S.A.

Latreille, P. A. 1802. Histoire naturelle, générale et particulière, des Crustacés et des Insectes 6:1–391.

Latreille, P. A. 1818. Crustacés, Arachnides et Insectes. Tableau Encyclopédique et Méthodique des Trois Règnes de la Nature 24:1–38.

Latreille, P. A. 1819. Salicoques, Caridés, Latr. Nouveau Dictionnaire d'Histoire naturelle 30:68–73.

Martens, E. von. 1872. Ueber Cubanische Crustaceen nach den Sammlungen DR. J. Gundlach's. Archiv für Naturgeschichte 38(1):77–147.

Olivier, A. G. 1791. Écrevisse, Astacus. Pp. 327–349 in A. G. Olivier, Insectes. Encyclopédie Méthodique d'Histoire Naturelle 6.

Olivier, A. G. 1811. Palémon. Palaemon. Pp. 652–667 in A. G. Olivier, Insectes. Encyclopédie Méthodique d'Histoire Naturelle 8.

Seba, A. 1761. Locupletissimi Rerum Naturalium Thesauri accurata Descriptio et Iconibus artificiossimis Expressio per Universam Physices Historiam 3:1–212.

Schram, F. R. 1986. Crustacea. Oxford University Press, New York, U.S.A.

Stimpson, W. 1860. Prodromus Descriptionis Animalium evertebratorum, quae in Expeditione ad Oceanum Pacificum Septentrionalem, a Republica Federata missa, C. Ringold et J. Rodgers Ducibus, observavit et descripsit. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, pp. 22–48.

Wicksten, M. K. 1982. Two species of *Odontozona* (Decapoda, Stenopodidea) from the eastern Pacific. Journal of Crustacean Biology 2(1):130–135.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 23 1 November 1992

On the Occurrence of *Thyrolambrus astroides* Rathbun in the Eastern Pacific Ocean

John S. Garth

Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, California 90089-0372, U.S.A.

ABSTRACT.—Collected at Socorro Island in November 1984, the parthenopid crab *Thyrolambrus astroides* Rathbun, 1894, is now known to occur in the eastern Pacific Ocean.

RESUMEN.—El cangrejo *Thyrolambrus astroides* Rathbun, 1894, de la familia Parthenopidae, fué recolectado en noviembre de 1984 en la isla Socorro, por lo cual debe ser considerado a partir de ahorra como un miembro de la fauna carcinológica de la porción este del Océano Pacífico.

In the *Proceedings of the United States National Museum*, Rathbun (1894) described the genus *Thyrolambrus*, naming as its type the species *T. astroides* Rathbun, 1894, collected by the "Albatross" off Havana, Cuba, at depths of 67 and 189 fathoms (122.5 and 345.7 m). In the *Journal of the Asiatic Society of Bengal*, half a world away, Alcock (1895) described the genus *Parthenomerus*, naming as its type the species *P. efflorescens* Alcock, 1895, collected by the "Investigator" in the Andaman Sea, at a depth of 36 fathoms (65.8 m). Whether Rathbun was aware of their identity earlier is not known, but in her monograph on the spider crabs of America (1925), she considered the two synonymous, making *Parthenomerus* the junior synonym of *Thyrolambrus* and *P. efflorescens* the junior synonym of *T. astroides*. The distribution of *Thyrolambrus astroides*, given as "Off Havana, Cuba; Mauritius [specimen purchased from Henry A. Ward]; Andaman Sea; 36 to 200 fathoms (65.8 to 365.8 m)," received no special comment (Rathbun 1925).

Meanwhile, again in the *Proceedings of the United States National Museum*, Rathbun (1898) described a second species of *Thyrolambrus*, *T. erosus*, collected by the "Albatross" off Cape San Lucas and in the Gulf of California at depths of 8 to 31 fathoms (14.6–56.7 m), designating it as the analogous Pacific species of the Atlantic *T. astroides* in her monograph of 1925. Now known to range from Magdalena Bay, Baja California, to Gorgona Island, Colombia, including Socorro and Clarion islands, but not the Galapagos islands, this species, renamed *T. glasselli* by Garth (1958), continues to be recognized as the Pacific analogue of *T. astroides*.

The finding, in November 1984, by P. L. Haaker off Cape Henslow, Socorro Island, of a specimen of *Thyrolambrus* (Fig. 1) that fits the description of *T. astroides*, rather than of *T. glasselli* (formerly *T. erosus*), throws established relationships into disarray. The question arises, what is the western Atlantic *T. astroides* doing in the eastern Pacific, where only *T. glasselli*, its Pacific analogue, should occur? Or has the Indian Ocean *Parthenomerus efflorescens* transgressed the mid-Pacific oceanic barrier and reached Socorro Island, an outlier of the American continent?. The Haaker specimen, a male, corresponds closely with the two specimens figured by Rathbun (1925): the Andaman Sea female from the *Illustrations of the Zoology of the Investigator* (Alcock and Anderson 1896) and the Mauritius Island male purchased from Henry A. Ward (United States National Museum 18160). The Havana male, illustrated in the *Bulletin of the Laboratory of Natural History of the State University of Iowa* (Nutting 1895), was not shown by Rathbun (1925).

To determine whether these are one species, as believed by Rathbun, two species (Indo-west Pacific and Atlantic), or three species (Indo-west Pacific, eastern Pacific, and western Atlantic) will require examination of first pleopods of males from the three regions. This done, comparison with the male first pleopod of *T. glasselli*, illustrated by Garth (1958, plate 2, figure 8), should reveal whether the Socorro specimen is congeneric with *T. astroides* of the western Atlantic, a necessity if the analogous species relationship is to be maintained. I am inclined to believe that the Socorro Island *Thyrolambrus* represents the Indian Ocean form that has transgressed the mid-Pacific oceanic barrier, although this would be more defensible had the species appeared at Clarion, the more remote outlier, rather than at Socorro. (However, we must accept species where we find them, rather than where we think they should be found.) Were it the western Atlantic form that had transgressed the pre-Isthmian portal, we would expect to find it widespread in the eastern Pacific, rather than isolated at Socorro Island. Such is, in fact, the range of *T. glasselli*, which includes both Clarion and Socorro Islands.

Since this paper was presented at the Mazatlán colloquium, a further western Atlantic record of *Thyrolambrus astroides* Rathbun has come to my attention. According to Campos and Manjares (1990), a female specimen measuring 1.34 × 1.82 cm was found in Ensenada de Guachaquita, Atlantic Colombia, in 40 m, by INVEMAR-CRU[ISE] 1083, date not given. The first such record from

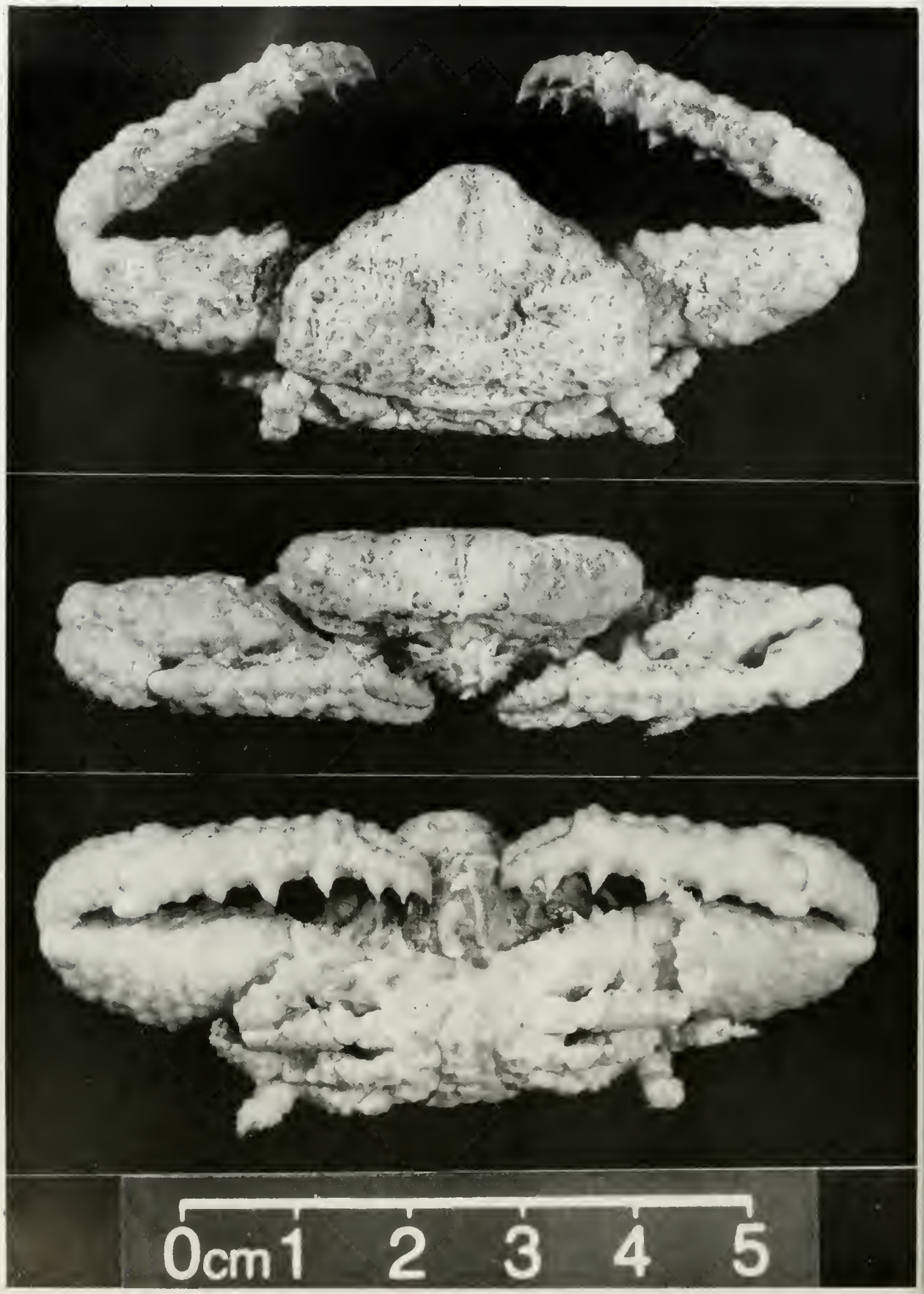


Figure 1. *Thyrolambrus astroides* Rathbun, male from Socorro Island, Mexico. A, dorsal view. B, frontal view. C, ventral view.

the Caribbean, it brings the west Atlantic form much closer to the Isthmus of Panama, which it must have transgressed, if the two forms (west Atlantic and Pacific insular) are conspecific.

ACKNOWLEDGMENTS

I thank Richard C. Brusca and Joel W. Martin, past and present curators of Crustacea, Los Angeles County Natural History Museum, for providing the specimen collected by P. L. Haaker and arranging for its illustration.

LITERATURE CITED

Alcock, A. 1895. Materials for a carcinological fauna of India, No. 1. The Brachyura Oxyrhyncha. Journal of the Asiatic Society of Bengal 64:157–291.

Alcock, A., and A. R. S. Anderson. 1896. Illustrations of the Zoology of the Investigator. Crustacea, part 5, plates 16–25. Indian Museum, Calcutta, India.

Campos, C., N. Hernando, and G. Manjarres. 1990. Tres nuevos registros de la familia Parthenopidae (Crustacea: Brachyura: Parthenopidae) del Caribe colombiano. Caribbean Journal of Science 26:130–135.

Garth, J. S. 1958. Brachyura of the Pacific coast of America. Oxyrhyncha. Allan Hancock Pacific Expeditions 21:1–854.

Nutting, C. C. 1895. Narrative and preliminary report of Bahama Expedition. Bulletin of the Laboratories of Natural History of the State University of Iowa 3:1–251.

Rathbun, M. J. 1894. Descriptions of a new genus and four new species of crabs from the Antillean region. Proceedings of the United States National Museum 17:83–86.

Rathbun, M. J. 1898. The Brachyura collected by the U.S. Fish Commission steamer Albatross on the voyage from Norfolk, Virginia, to San Francisco, California, 1887–1888. Proceedings of the United States National Museum 21:567–616.

Rathbun, M. J. 1925. The spider crabs of America. United States National Museum Bulletin 129:1–613.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 24 1 November 1992

The Brachyuran Crabs of the Revillagigedo Islands, Colima, Mexico, with Remarks on Insular Endemism in the Eastern Tropical Pacific

John S. Garth

Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, California 90089-0372, U.S.A

ABSTRACT.—The Revillagigedo Islands occupy the same geographical position relative to Mexico as do the Galapagos Islands to Ecuador, each being several hundred miles west of mainland America. These islands were visited by the "Velero III" in January 1934, June 1934, and March 1939. Thirteen stations, yielding 11 families, 30 genera, and 32 species of brachyurans, were sampled at Socorro Island. Fifteen stations, yielding 8 families, 33 genera, and 37 species of brachyurans, were sampled at Clarion Island. Of these, only the oxystomatous and allied crabs, the new species, the families Majidae and Parthenopidae, and the family Portunidae have been reported, by Rathbun (1937), Garth (1946, 1958), and Garth and Stephenson (1966), respectively.

Preliminary findings suggest that, of the Revillagigedo Islands, Clarion alone supports endemic brachyuran species (*Tyche clarionensis*, *Mithrax clarionensis*). It also shares with Socorro and the Galapagos (or Cocos) species that do not occur on the mainland except at Cabo San Lucas (Baja California Sur), which for tropical species is an island (*Clythrocerus laminatus*, *Ebalia clarionensis*, *Xanthodius cooksoni*); for these species, the term "insular endemic" is proposed.

As compared with the Galapagos, the Revillagigedos contain proportionately fewer species with Atlantic analogues, probably owing to their greater remoteness from isthmian closure events. On the other hand, they contain Indo-West Pacific species not found in the Galapagos, such as *Pachygrapsus minutus*, because the 10° latitudinal displacement of the earth's oceanographical equator north of its geographical equator makes the east-flowing Equatorial Countercurrent a distinctly northern hemisphere phenomenon.

RESUMEN.—Las Islas Revillagigedo ocupan una posición similar, respecto a las costas de México, que las Islas Galápagos con respecto a Ecuador. Estas islas fueron visitadas por el "Velero III" en enero de 1934, en junio de 1934 y en marzo de 1939. Trece estaciones fueron muestreados en Socorro y se encontraron 11 familias de Brachyura, incluyendo 30 géneros con 32 especies. Quince estaciones fueron visitadas en Clar v se colectaron 8 familias, incluyendo 33 géneros con 37 especies. De todas estas especies, hasta la fecha sólo se han reportado los Oxystomata y aliados las especies nuevas, las especies de Majidae y Parthenopidae, y las especies de Portunidae, todas por M. J. Rathbun en 1937, por J. S. Garth en 1946 y 1958, y por J. S. Garth y W. Stephenson en 1966, respectivamente.

Además del material recolectado por el "Velero III," las colecciones de la "Hancock Foundation" contienen otras pequeñas series de especimenes de las Islas Revillagigedo: de Socorro y San Benedicto recolectada por B. H. Brattstrom en marzo de 1953, y donado por Jack Littlepage; de Socorro, recolectada por Camm Swift, en febrero de 1971; de Socorro, recolectadas por Robert Lavenberg en el "R/V Searcher," en noviembre de 1978, de Socorro, recolectada por P. L. Haaker, en noviembre de 1984.

Los resultados preliminares sugieren que, entre las Islas Revillagigedo, la Isla Clarión posee unas especies endémicas propias (*Tyche clarionensis*, *Mithrax clarionensis*). También, comparte con Socorro y las Galápagos (o Cocos) algunas especies que no se encuentran en el continente, excepto en Cabo San Lucas, que en el caso de las especies tropicales es una isla (*Clythrocerus laminatus*, *Ebalia clarionensis*, *Xanthodius cooksoni*); para estas especies, se propone el término de "endémicas insulares."

Comparativamente con las Islas Galápagos, las Islas Revillagigedo contienen un numero proporcionalmente inferior de especies que poseen un análogo del Atlántico, debido a su mayor alejamiento respecto a los eventos de cierre del istmo. Por otra parte, poseen especies del Indo-Pacífico oeste que no se encuentran en las Galápagos, tales como *Pachygrapsus minutus*, porque el desplazamiento latitudinal del ecuador oceanográfico, 10 grados al norte del ecuador geográfico, hace de la contracorriente ecuatorial (que se desplaza hacia el norte) un fenómeno distintamente asociado con el hemisferio norte.

INTRODUCTION

An excellent paper on stomatopod and decapod crustaceans of Clarion Island by Hernández et al. (1986) served to remind me that, although I have treated separately the brachyuran crustacean faunas of the Galapagos (Garth 1946), Clipperton (Garth 1965), and Easter (Garth 1973) Islands, I have yet to treat the Revillagigedo Islands, comprising Clarion, Socorro, and San Benedicto, as a faunistic unit. Rather, I have published preliminary descriptions of new species (Garth 1939, 1940) and have incorporated previously unpublished material from these islands into monographs on the Oxyrhyncha (Majidae, Parthenopidae) (Garth 1958) and the Brachyrhyncha

(Portunidae only) (Garth and Stephenson 1966). As monographs on the remaining brachyrhynchous families (Xanthidae, Goneplacidae, Pinnotheridae, Grapsidae, and Ocypodidae) may be long in forthcoming, I welcome the opportunity to review the published records from these islands, and to incorporate the previously unreported material in the collections of the Allan Hancock Foundation.

THE HANCOCK CRUISES

Under the command of the late Capt. Allan Hancock, the "Velero III" explored the waters of the tropical eastern Pacific, from Mexico to Peru, including offshore islands, from 1931 to 1941. Two of the major expeditions touched at the Revillagigedo Islands: the cruise of 1934 while en route to the Galapagos Islands, and the cruise of 1939 while en route to Panama and the Caribbean. Scientists accompanying these cruises were C. McLean Fraser (coelenterates), John S. Garth (crustaceans), Harold W. Manter (trematodes), Waldo L. Schmitt (crustaceans), and Fred C. Ziesenhenne (echinoderms) in 1934, John S. Garth (crustaceans), William R. Taylor (marine botany), and Fred C. Ziesenhenne (echinoderms) in 1939. Listed as member of this cruise, Waldo L. Schmitt joined the ship at Panama and did not participate in the cruise's Pacific portion.

Islands and dates visited by the "Velero III" were Socorro Island, 2–5 January and 8–9 June 1934 and 18 March 1939; Clarion Island, 5 January and 10–11 June 1934 and 16–17 March 1939. Collecting methods included shore collecting by hand at Braithwaite Bay, Socorro Island, and at Sulphur Bay, Clarion Island, and dredging in depths of from 10 to 50 fathoms (18.2 to 91.5 m) on bottoms of sand, nullipores, coralline algae, and rock. *Pocillopora* coral was examined for commensals at both Socorro and Clarion islands.

Crabs belonging to the oxystomatous and related families collected by the "Velero III" in 1934 were taken by W. L. Schmitt directly to Washington, D.C., where they were studied and reported upon by Rathbun in a monograph then in preparation (Rathbun 1937). Included were three new species from the Revillagigedo Islands: *Clythrocerus laminatus*, *Ebalia hancocki*, and the endemic *Ebalia clarionensis*. Types of these species, as of other cruises in which Dr. Schmitt participated, were deposited in the United States National Museum.

OTHER CRUISES

The Presidential Cruise of 1938 stopped briefly at Socorro Island en route to the Galapagos Islands. Brachyurans collected by W. L. Schmitt, naturalist aboard the U.S.S. "Houston," on 20 July 1938, included *Grapsus grapsus*, *Ozius perlatus*, *Xanthodius cooksoni*, and *Gecarcinus planatus* (Schmitt 1939). Specimens are in the U. S. National Museum.

In addition to material collected by the "Velero III," the Allan Hancock Foundation houses several small collections from the Revillagigedo Islands: from Socorro and San Benedicto, March 1953, B. H. Brattstrom, collector, Jack Littlepage, donor; from Socorro, February 1971, Camm Swift, collector; and from Socorro, November 1978, Robert Lavenberg, collector, R/V "Searcher" and November 1984, P. L. Haaker, collector.

RESULTS

Brachyura collected by the Velero III at Clarion Island included 41 species belonging to 39 genera and 9 families. Brachyura collected by the "Velero III" at Socorro Island included 36 species belonging to 30 genera and 11 families. Families found at Socorro but not at Clarion were the Goneplacidae and Gecarcinidae. Genera found at Clarion but not at Socorro were *Clythrocerus*, *Mursia*, *Acanthonyx*, *Herbstia*, *Hemus*, *Lissa*, *Maiopsis*, *Tyche*, *Thyrolambrus*, *Cataleptodius*, *Lophopanopeus*, *Ozius*, *Epixanthus*, and *Geograpsus*. Genera found at Socorro but not at Clarion were *Solenolambrus*, *Globopilumnus*, *Euryplax*, and *Gecarcinus*.

Brachyura reported by Hernandez et al. (1986) from Clarion Island included 21 species belonging to 20 genera and 4 families, including the Gecarcinidae, not found by the "Velero III." Genera found by Hernandez et al., but not by the Velero III, at Clarion were *Eucinetops*, *Platypodiella*, *Planes*, and *Percnon*. With these welcome additions, the known Clarion Island brachyuran fauna now comprises 45 species belonging to 43 genera and 10 families. Unfortunately, no similar comparison with Socorro Island is possible. The composite list for both Clarion and Socorro Islands comprises 61 species belonging to 50 genera and 13 families (See Table 1). San Benedicto and Roca Partida are insufficiently known to warrant separate listing.

By way of comparison, the Galapagos Islands support 120 species of brachyurans belonging to 91 genera and 15 families (Garth 1991). The Galapagos, however, is an archipelago comprising 11 major islands and numerous smaller ones, of which several are separated from the main island mass by deep water, as is Clarion from Socorro. Families found in the Galapagos, but not yet in the Revillagigedos, are the Dynomenidae, Atelecyclidae, and Pinnotheridae; a family found in the Revillagigedos, but not in the Galapagos, is the Gecarcinidae.

The fauna of Clipperton Island, an isolated coral atoll, comprises 34 species belonging to 26+ genera and 9 families (Garth 1965). Among its families is the Cryptochiridae (formerly Hapalocarcinidae), and among its genera is *Thalamita* (Portunidae), the sole representative of an Indo-West Pacific subfamily. That these islands and island groups, none of which has ever been connected to the mainland, nor to each other, share so many taxa is a tribute to the effectiveness of random dispersal of larval stages by ocean currents over extended periods of time.

All islands of the eastern tropical Pacific share with the Indo-West Pacific the coral-inhabiting species *Trapezia ferruginea*, *T. digitalis*, *Domecia hispida*, and *Liomera cinctimana* (see Garth 1974). These are obligatory commensals of *Pocillopora*, as is the coral-gall crab, *Hapalocarcinus marsupialis*, also shared with the Indo-West Pacific. Of independently living Indo-West Pacific species, *Pachygrapsus minutus* occurs at Clarion and at Clipperton but not in the Galapagos, while *Thalamita* occurs only at Clipperton, the only eastern Pacific coral atoll. It appears that Clipperton is more strongly under Indo-West Pacific influence than is either Clarion or Socorro, while Clarion, in turn, is more strongly so than are the Galapagos Islands. The east-flowing Equatorial Countercurrent, which follows a course well north of the geographical equator, on which the Galapagos are situated, impinges most directly on the northern hemisphere islands of Clipperton and, it seems, the Revillagigedos.

ENDEMISM

Apparently only Clarion, the more isolated of the two main islands (the other being Socorro), has exclusive endemics among the Brachyura. These are *Tyche clarionensis* and *Mithrax sinensis clarionensis* (typical *sinensis* occurs at Socorro and in the Gulf of California). Shared with Socorro, and also with Cocos Island, its type locality, is *Portunus brevimanus*. Shared by Socorro and the Galapagos is *Ebalia hancocki*; shared by Clarion and the Galapagos is *Clythrocerus laminatus*.

"When it is considered that the tip of the peninsula of Baja California is effectively isolated from the opposite mainland by deep water, and that there is no approach in the littoral for Panamic

TABLE 1. Distribution of Revillagigedos Islands Brachyura.

	Endemic (Clarion)	Insular endemic	Gulf of California	Panamic	Western Atlantic	Indo-Pacific	Origin or affinity[a]
Raninidae							
Ranilia fornicata (Faxon)				X	an[b]		ATL
Dromiidae							
Hypoconcha californiensis Bouvier			X				EP
Hypoconcha panamensis Smith				X	an		ATL
Cyclodorippidae							
Clythrocerus laminatus Rathbun		X		X	an		ATL
Leucosiidae							
Ebalia clarionensis Rathbun	X						EP
Ebalia hancocki Rathbun		X					EP
Calappidae							
Cycloes bairdii Stimpson				X	X		ATL
Mursia gaudichaudii Milne Edwards				X			EP
Majidae							
Acanthonyx petiverii Milne Edwards			X	X	X		ATL
Eucinetops rubellula Rathbun			X				EP
Euprognatha bifida Rathbun			X	X	an		ATL
Herbstia tumida (Stimpson)				X	an		ATL
Hemus finneganae Garth			X	X			EP
Lissa tuberosa Rathbun			X	X	an		ATL
Maiopsis panamensis Faxon				X			EP
Microphrys platysoma (Stimpson)			X	X	an		ATL
Mithrax clarionensis Garth	x						EP
Mithrax pygmaeus Bell				X			EP
Mithrax sinensis Rathbun			X	X			EP
Pitho sexdentata Bell			X	X	an		ATL
Podochela hemphillii (Lockington)					an		ATL
Podochela vestita (Stimpson)			X	X	an		ATL
Stenorhynchus debilis (Smith)			X	X	an		ATL
Teleophrys cristulipes Stimpson			X	X	an		ATL
Thoe sulcata Stimpson			X	X	an		ATL
Tyche clarionensis Garth	X						EP
Parthenopidae							
Aethra scutata Smith			X			X	WP
Parthenope exilipes (Rathbun)			X	X	an		ATL
Parthenope triangula (Stimpson)		X	X				EP
Solenolambrus arcuatus Stimpson			X	X	an		ATL
Thyrolambrus astroides Rathbun					X	X	ATL/EP
Thyrolambrus glasselli Garth			X	X	an		ATL
Portunidae							
Portunus brevimanus (Faxon)		X					EP
Portunus tuberculatus (Stimpson)			X	X			EP
Xanthidae (sensu Rathbun)							
Cataleptodius occidentalis (Stimpson)			X		an		ATL
Cycloxanthus vittatus (Stimpson)			X	X			WP
Daira americana Stimpson			X	X			WP
Domecia hispida (Eydoux & Souleyet)			X	X		X	WP
Epixanthus tenuidactylus (Lockington)			X	X			EP
Globopilumnus xantusii (Stimpson)				X			EP
Liomera cinctimana (White)			X	X		X	WP
Lophopanopeus maculatus Rathbun			X	X			EP
Microcassiope xantusii (Stimpson)			X	X	an		ATL
Nanocassiope polita (Rathbun)			X	X	an		ATL
Ozius perlatus Stimpson			X	X	an		ATL
Panopeus latus Faxon			X	X			EP
Paractaea sulcata (Stimpson)			X	X	an		ATL
Platypodiella rotundata (Stimpson)			X	X	an		ATL
Trapezia digitalis Latreille			X	X		X	WP
Trapezia ferruginea Latreille			X	X		X	WP
Xanthodius cooksoni (Miers)		X			an		ATL
Goneplacidae							
Eurypax polita Smith				X	an		ATL
Palicidae							
Palicus lucasii Rathbun			X		an		ATL

(Continued)

TABLE 1 (*Cont.*).

	Endemic (Clarion)	Insular endemic	Gulf of California	Panamic	Western Atlantic	Indo-Pacific	Origin or affinity[a]
Grapsidae							
Geograpsus lividus (Milne Edwards)			X	X	X		ATL
Grapsus grapsus (Linnaeus)			X	X	X		ATL
Pachygrapsus minutus Milne Edwards						X	WP
Pachygrapsus transversus (Gibbes)			X	X	X		ATL
Percnon gibbesi (Milne Edwards)			X	X	X		ATL
Percnon planissimum (Herbst)						X	WP
Planes cyaneus Dana			X	X		X	WP
Gecarcinidae							
Gecarcinus planatus Stimpson		X	X	X			EP
Total	6	6	41	45	7/25 an	9	

[a]ATL, West Atlantic (32 = 52.5%); EP, East Pacific (19 = 31.3%); WP, West Pacific (10 = 16.4%)
[b]an, analogue

species except through the upper Gulf of California, which effectively filters them out, it is seen that, for warm-water, littoral species the Cape San Lucas region is an island, and like all islands, subject to random dispersal. And just as there are brachyuran species common to Clarion and Galapagos (*Ebalia hancocki*), and to Clarion and Cocos (*Portunus brevimanus*), so should we expect to find species common to insular Cape San Lucas (as distinguished from the Gulf of California in its predominantly Panamic relationship) and these island outposts."

"Once this is understood, the finding of the supposed Galapagos endemic, *Leptodius* [now *Xanthodius*] *cooksoni*, first at Clarion Island, and, more recently, in isolated colonies along the peninsular Gulf coast as far north as Puerto Escondido, becomes less surprising; while the range of *Parthenope triangula*, Cape region from Magdalena Bay to Puerto Escondido, Socorro, Clarion, and Galapagos islands, and, finally, La Plata Island, Ecuador, fits a pattern of random dispersal of the insular type. Furthermore, the fact that 11 brachyuran species common to the Cape San Lucas region and the Galapagos Islands have no Atlantic analogues is a strong indication that they have never occurred in the Bay of Panama" (Garth 1960:118–119).

Written 30 years ago, these observations are reinforced by current studies of the Revillagigedo Islands. I therefore propose that a new biogeographic category, the "insular endemic," be recognized to include species found at islands or island groups in the eastern Pacific, including the Cape San Lucas region of Baja California, but not on the adjacent Mexican mainland.

LITERATURE CITED

Garth, J. S. 1939. New brachyuran crabs from the Galapagos Islands. Allan Hancock Pacific Expeditions 5:9–29.

Garth, J. S. Some new species of brachyuran crabs from Mexico and the Central and South American mainland. Allan Hancock Pacific Expeditions 5:53–95.

Garth, J. S. 1946. Littoral brachyuran fauna of the Galapagos Archipelago. Allan Hancock Pacific Expeditions 5:341–601.

Garth, J. S. 1958. Brachyura of the Pacific coast of America. Oxyrhyncha. Allan Hancock Pacific Expeditions 21:1–854.

Garth, J. S. 1960. Distribution and affinities of the brachyuran Crustacea. *In* The biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine biotas. Systematic Zoology 9:105–123.

Garth, J. S. 1965. The brachyuran decapod crustaceans of Clipperton Island. Proceedings of the California Academy Sciences, 4th ser. 33:1–46.

Garth, J. S. 1973. The brachyuran crabs of Easter Island. Proceedings of the California Academy Sciences, 4th ser. 39:311–336.

Garth, J. S. 1974. On the occurrence in the eastern tropical Pacific of decapod crustaceans commensal with reef-building corals. Proceedings of the Second International Coral Reef Symposium, Brisbane 1:397–404.

Garth, J. S. 1991. Taxonomy, distribution, and ecology of Galapagos Brachyura. Pp. 123–145 *in* M. J. James (ed.). Galápagos Marine Invertebrates. Plenum, New York, U.S.A.

Garth, J. S. and W. Stephenson. 1966. Brachyura of the Pacific coast of America. Brachyrhyncha: Portunidae. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 1:1–154.

Hernández Aguilera, J. L., I. López Salgado, and P. Sosa Hernández. 1986. Fauna carcinológica insular de México. I. Crustáceos estomatópodos y decápodos de Isla Clarión. Investigaciones Oceanograficas 3(1):183–250.

Rathbun, M. J. 1937. The oxystomatous and allied crabs of America United States National Museum Bulletin 166:1–278.

Schmitt, W. L. 1939. Decapod and other Crustacea collected on the Presidential Cruise of 1938. Smithsonian Miscellaneous Collections 98 (6):1–29.

APPENDIX. MATERIAL EXAMINED

In the following list, M = male, F = female, ov = ovigerous, y = young; 917–39 and similar configurations are R/V "Velero III" station numbers; Searcher 50 is a station number of the R/V "Searcher"; collectors' names are given only for persons collecting independently of these two vessels; Rathbun (1937) indicates previously published in U.S. National Museum Bulletin 166, "Oxystomatous and Allied Crabs of America."

RANINIDAE

Ranilia fornicata (Faxon, 1893)

Clarion: 917-39, 1 M, 1 F; 918-39, 3 M, 3 F (1 ov); 919-39, 1 F; 921-39, 4 specimens.

Socorro: 924-39, 2 M, 3 F (1 ov).

DROMIIDAE

Hypoconcha californiensis Bouvier, 1898

Clarion: 919-39, 1 F.

Hypoconcha panamensis Smith, 1896

Socorro: 132-34, 1 y (Rathbun, 1937), 3 y.

CYCLODORIPPIDAE

Clythrocerus laminatus Rathbun, 1935

Clarion: 135-34, 5 F (4 ov) (Rathbun, 1937); 133-34, 1 M, 5 y.

LEUCOSIIDAE

Ebalia clarionensis Rathbun, 1935

Clarion: 135-34, 1 M, holotype (Rathbun, 1937)

Ebalia hancocki Rathbun, 1933

Socorro: 132-34, 1 F ov (Rathbun, 1937)

CALAPPIDAE
Cycloes bairdii Stimpson, 1860
Clarion: 135-34, 1 chela (Rathbun, 1937); 301-34, 1 M; 302-34, 1 M, 1F; 304-34, 2 M; 915-39, 12 y; 917-39, 2 y; 918-39, 2 M; 921-39, 1 M, 1 F.
Socorro: 129-34, 3 y, fragment; 133-34, 1 M, 5 y; 291-34, 4 M; 293-34, 1 M; 294-34, 1 M; 295-34, 1 y; 922-39, 8 specimens; 924-39, 14 specimens; 926-39, 1 M.
Mursia gaudichaudii (Milne Edwards, 1837)
Clarion: 921-39, 3 y.
MAJIDAE
Acanthonyx petiverii Milne Edwards, 1834
Clarion: 140-34, 1 M, 2 F.
Euprognatha bifida Rathbun, 1893
Clarion: 135-34, 16 M, 31 F (24 ov); 136-34, 3 M, 1 F; 301-35, 1 M, 1 F ov; 917-39, 2 M, 3 F ov; 918-39, 2 M; 921-39, 1 F ov.
Socorro: 132-34, 2 M; 133-34, 5 M, 7 F (6 ov); 922-39, 1 M; 924-39, 1 F ov; 926-39, 1 M.
Hemus finneganae Garth, 1958
Clarion: 134-34, 1 M; 136-34, 1 F ov.
Herbstia tumida Stimpson, 1871
Clarion: 140-34, 1 F ov.
Lissa tuberosa Rathbun, 1893
Clarion: 919-39, 1 M; 304-34, 1 F ov.
Maiopsis panamensis Faxon, 1893
Clarion: 918-39, 1 F.
Microphrys platysoma (Stimpson, 1860)
Socorro: 291-34, 1 F.
Mithrax (Mithrax) pygmaeus Bell, 1835
Socorro: 131-34, 1 F.
Mithrax (Mithrax) sinensis clarionensis Garth, 1940
Clarion: 917-39, 6 M, 5 F (2 ov); 305-34, 1 M, paratype.
Socorro: 133-34, 1 y.
Mithrax (Mithrax) sinensis sinensis Rathbun, 1892
Socorro: 131-34, 1 F.
Pitho sexdentata Bell, 1835
Clarion: 915-39, 1 F.
Socorro: 291-34, 1 F; 922-39, 1 M.
Podochela vestita (Stimpson, 1871)
Socorro: 290-34, 1 M.
Podochela hemphillii (Lockington, 1877)
Clarion: 921-39, 1 F ov.
Stenorhynchus debilis (Smith, 1871)
Clarion: 921-39, 1 M.
Socorro: 131-34, 1 M, 1 F ov.
Teleophrys cristulipes Stimpson, 1860
Clarion: 140-34, 4 M, 2 F (1 ov), 1 y; 298-34, 1 F ov.
Socorro: 131-34, 7 M, 8 F (4 ov), 2 y; 290-34, 1 M.
Thoe sulcata sulcata Stimpson, 1860
Clarion: 139-34, 1 M; 140-34, 4 M, 2 F (1 ov); 141-34, 2 M, 1 F; 298-34, 1 F ov; 916-39, 2 M, 5 F (2 ov).
Socorro: 131-34, 2 M, 3 F.
Tyche clarionensis Garth, 1958
Clarion: 303-34, 1 M, holotype, 1 M, 1 F, paratype; 304-34, 1 F ov; 305-34, 1 M, 1 F; 915-39, 1 F; 916-39, 1 M, 1 F.
PARTHENOPIDAE
Aethra scruposa scutata Smith, 1869
Socorro: 28 November 1984, P. L. Haaker, collector, 1 M.
Parthenope (Platylambrus) exilipes (Rathbun, 1893)
Socorro: 131-34, 1 M.
Parthenope (Pseudolambrus) triangula (Stimpson, 1860)
Clarion: 304, 34, 1 F; 305-34, 1 F.
Socorro: 129-34, 1 M, 3 y; 133-34, 7 M, 5 F; 291-34, 1 M, 1 F; 293-34, 1 M.
Solenolambrus arcuatus Stimpson, 1871
Socorro: 131-34, 1 F ov.
Thyrolambrus astroides Rathbun, 1894
Socorro: 26 November 1984, P. L. Haaker, collector, 1 M.
Thyrolambrus glasselli Garth, 1958
Clarion: 134-34, 1 M; 305-34, 1 F ov.
PORTUNIDAE
Portunus brevimanus (Faxon, 1895)
Clarion: 135-34, 1 M, 3 y; 136-34, 1 M, 1 F; 138-34, 1 F; 299-34, 3 y; 301-34, 1 M, 2 F, 1 y; 303-34, 1 F; 304-34, 1 M, 1 F, 2 y; 305-34, 1 M y; 915-39, 2 y; 917-39, 15 specimens; 918-39, 1 F ov; 919-39, 5 y; 921-39, 19 specimens
Socorro: 129-34, 3 y; 131-34, 1 M; 132-34, 2 specimens; 133-34, 9 y; 289-34, 1 y; 291-34, 1 M; 293-34, 1 F, 1 y; 922-39, 2 y; 924-39, 10 specimens; 926-39, 1 M, 4 y.
Portunus tuberculatus (Stimpson, 1860)
Socorro: 128-34, 1 M; 129-34, 2 M, 1 F ov; 131-34, 2 M, 1 F, 5 y; 133-34, 1 F.
XANTHIDAE
Cataleptodius occidentalis (Stimpson, 1871)
Clarion: 298-34, 2 M, 1 F; 920-39, 1 F.
Cycloxanthops vittatus (Stimpson, 1860)
Clarion: 298-34, 1 M.
Socorro: 128-34, 1 fragment.
Daira americana Stimpson, 1860
Clarion: 140-34, 4 specimens; 141-34, 2 F; 298-34, 4 M.
Socorro: 131-34, 6 specimens.
Domecia hispida Eydoux & Souleyet, 1842
Clarion: 140-34, 4 M, 7 F (4 ov); 297-34, 1 M y; 298-34, 1 F ov.
Socorro: 131-34, 1 F ov.
Epixanthus tenuidactylus (Lockington, 1877)
Clarion: 916-39, 1 M.
Globopilumnus xantusii (Stimpson, 1860)
Socorro: 131-34, 3 M, 5 F.
Liomera cinctimana (White, 1847)
Clarion: 140-34, 2 F; 298-34, 2 M.
Socorro: 131-34, 7 M, 4 F.
Lophopanopeus maculatus Rathbun, 1898
Clarion: 305-34, 2 y.
Microcassiope xantusii (Stimpson, 1871)
Clarion: 140-34, 49 specimens; 141-34, 1 F; 298-34, 9 M, 2 F ov, 5 fragments; 916-39, 1 M.
Socorro: 131-34, 43 specimens.
Nanocassiope polita (Rathbun, 1893)
Clarion: 137-34, 1 specimen; 305-34, 2 M; 917-39, 20 specimens; 918-39, 1 F ov; 921-39, 1 M.
Socorro: 132-34, 1 M, 3 F, 7 y; 924-39, 1 M, 1 F.
Ozius perlatus Stimpson, 1860
Clarion: 139-34, 1 F.
Panopeus latus Faxon, 1893
Socorro: 925-39, 1 M.
Paractaea sulcata (Stimpson, 1860)
Clarion: 298-34, 2 M.
Socorro: 131-34, 1 F.
Trapezia digitalis Latreille, 1825
Clarion: 140-34, 20 specimen; 298-34, 7 M, 7 F (6 ov).
Socorro: 128-34, 5 F (3 ov); 131-34, 1 M, 1 F; 922-39, 1 F ov.
Trapezia ferruginea Latreille, 1825
Clarion: 140-34, 86 specimens; 141-34, 5 specimen; 298-34, 90 specimens.
Socorro: 128-34, 7 specimens; 131-34, 123 specimens; 290-34, 1 specimen; 297-34, 3 M, 5 F, 4 y.
Xanthodius cooksoni (Miers, 1877)
Clarion: 139-34, 6 specimens; 140-34, 1 specimen; 141-34, 6 specimens; 298-34, 4 M, 2 F; 916-39, 1 M, 2 F; 920-39, 4 M, 2 F.

Socorro: 128-34, 23 specimens; 130-34, 2 specimens.

GONEPLACIDAE

Euryplax polita Smith, 1870

Socorro: 131-34, 1 y.

PALICIDAE

Palicus lucasii Rathbun, 1898

Clarion: 134-34, 1 M; 136-34, 2 F; 137-34, 2 M, 1 F; 305-34, 1 F ov; 921-39, 1 y.

Socorro: 132-34, 1 M.

GRAPSIDAE

Geograpsus lividus (Milne Edwards, 1837)

Clarion: 139-34, 5 M, 4 F, 1 y.

Grapsus grapsus (Linnaeus, 1758)

Clarion: 139-34, 1 M, 1 F.

Socorro: 131-34, 1 M, 1 F; Searcher 50, 1 M, 1 F; Sánchez 50, 1 M, 1 F, Searcher 302, 1 M.

Pachygrapsus minutus Milne Edwards

Clarion: 140-34, 4 M, 5 F (1 ov), 10 y; 298-34, 2 y; 916-39, 2 M, 2 y; 916-39, 2 M, 1 F, 2 y.

Socorro: 128-34, 11 y; 131-34, 3 M, 4 F (1 ov); Searcher, 8 y.

Pachygrapsus transversus (Gibbes, 1850)

Clarion: 139-34, 1 M, 1 F.

Percnon gibbesi (Milne Edwards, 1853)

Socorro: 128-34, 1 y; 130-34, 1 y; 131-34, 1 My.

GECARCINIDAE

Gecarcinus planatus Stimpson, 1860

San Benedicto, Littlepage, 1 M, 2 F; 1953, 2 M.

Socorro: 128-34, fragment; June 1934, 1 M; Searcher 51-53, 1971, 2 specimens; Searcher 53, 1971, 6 specimens.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 25 1 November 1992

Notas sobre la Biología del Cangrejo Chícharo, *Tumidotheres margarita* (Smith, 1869) (Decapoda: Brachyura: Pinnotheridae), en el Sistema Lagunar de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México

Esteban Fernando Félix Pico

CICIMAR-IPN, Apdo. Postal 592, La Paz, Baja California Sur 23000, México

RESUMEN.—Los muestreos se realizaron mensualmente en el período comprendido de febrero a septiembre de 1989. Se utilizaron almejas catarinas de las capturas comerciales de Bahía Magdalena y se hicieron algunos muestreos con red de prueba para arrastre camaronero en distintas localidades del sistema lagunario. Se colectaron un total de 140 pinotéridos, que resultaron del análisis para determinar la presencia y ubicación del simbionte en un total de 2322 individuos de *Argopecten circularis*. El cangrejo chícharo, *Tumidotheres margarita*, se le encuentra dentro de la cavidad branquial de la almeja catarina. La frecuencia de infestación fue de 5.2 a 30.91%, para *A. circularis* y correspondieron a tallas grandes (entre 47.4 y 56.2 mm) de esta especie de molusco. La relación de sexos fue de 21 machos por 119 hembras; los machos presentaron la fase-dura en estadios IV y V, y las hembras la fase post-dura. De éstas, 90 fueron ovígeras y de los machos 15 mostraron madurez, con tallas menores que las hembras, para machos de 4.6 a 9.3 mm de longitud de cefalotórax y las hembras de 4.2 a 12.3 mm. El peso húmedo varió de 0.05 a 0.99 g para machos y hembras.

Se hicieron observaciones de daños en el manto y branquias, encontrándose plegamientos e impresiones en el sitio que se encontraba el cangrejo comensal. El peso fresco de las vísceras presenta un peso menor en las almejas infestadas y las tallas en general son menores, denotando un bajo crecimiento en estos bivalvos.

ABSTRACT.—The pea-crab *Tumidotheres margarita* occurs commonly as a commensal of the catarina scallop, *Argopecten circularis*, and the pearl oyster *Pinctada mazatlanica*. It is found only on the gills of its host. 140 pea-crabs were obtained from 2322 specimens of the catarina scallop collected in Magdalena Bay, Baja California Sur. Samples of the scallops were obtained monthly between February and September 1989, from commercial captures and by means of a small otter-trawl at several stations. From 5.2 to 30.91% of the scallops in each sample were infested with pea-crabs. Twenty-one of the pea-crabs were males, 15 of them mature. Of the 119 females, 90 were gravid. The males were in hard stages IV and V, while the females were in the post-hard stage. The cephalothoraxes of males measured from 4.6 to 9.3 mm, those of females, from 4.2 to 12.3 mm. Fresh weight varied from 0.05 to 0.99 grams (sexes combined). The crabs injured the mantle and gills of the scallops. Foldings and body prints were observed where the crabs were found. The size and soft-body weight of infested scallops were lower than those of uninfested ones, indicating that infested scallops grow more slowly.

INTRODUCCION

El cangrejo chícharo, *Tumidotheres margarita* (Smith, 1869), es un comensal de la almeja catarina, *Argopecten circularis* (Sowerby, 1835), en una de sus zonas de extracción comercial del sistema lagunario de Bahía Magdalena.

El estudio se realizó en el sistema lagunario de Bahía Magdalena, que se encuentra localizada en la costa del Pacífico de Baja California Sur, entre los 24°21'N y 111°31'W a los 25°20'N y 112°05'W (Fig. 1). Alvarez-Borrego *et al.* (1975) realizaron un estudio oceanográfico, y describen las características geomorfológicas y físico-químicas de Bahía Magdalena.

Rathbun (1918) describe la especie con escasos individuos que fueron colectados en el Golfo de Panamá. Wicksten (1982) encontró a *Tumidotheres margarita* como comensal de *Pinctada mazatlanica* (Hanley, 1856) estableciendo la distribución desde Guaymas, Sonora, hasta Bahía de Panamá. Campos-González y Campoy-Favela (1987) describen como un nuevo huésped a la almeja catarina, basándose en dos ejemplares hembras, uno juvenil y uno ovígera, colectados en Playa Kino Viejo, Sonora; además describen algunas variaciones morfológicas para el macho, y mencionan a *P. mazatlanica* como otro huésped en base a material colectado en Bahía Concepción, Baja California Sur. Rodríguez de la Cruz (1987) menciona la especie *T. margarita* para la zona del Golfo de California. Campos-González (1989) recopila la información sobre el ciclo de vida, las variaciones morfológicas, relaciones filogenéticas y morfología larval para *Tumidotheres margarita* y géneros emparentados. Cheng (1967) hace una reseña sobre los estudios de biología general y las relaciones interespecíficas que guardan los cangrejos pinotéridos con moluscos bivalvos. Pearce (1962, 1966, 1969) realizó algunas observaciones sobre el daño e irritación producido en las branquias a causa de los dáctilos del cangrejo, y también sobre la formación de ampollas o quistes en el manto del mejillón *Modiolus* y sobre el patrón de reproducción de

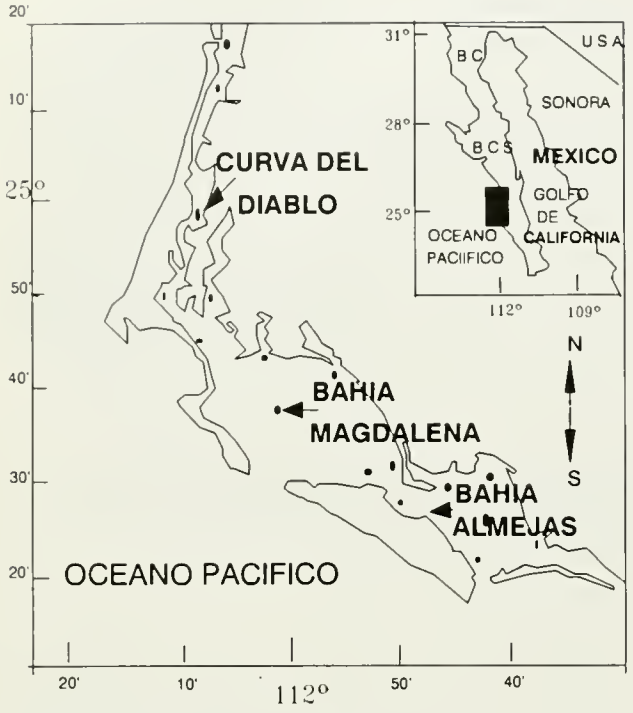


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo en Bahía Magdalena, Baja California Sur.

Tumidotheres maculatus (Say, 1818) y *Fabia subquadrata* Dana, 1851. Otros autores describieron el ciclo de vida de *Pinnotheres ostreum* Say, 1817 (Christensen y McDermott, 1958), poniendo en claro las fases de crecimiento, que en estudios anteriores quedaban confusas, determinando que en esta especie se inicia con la fase de invasión post-larval continuando con la fase pre-dura, fase dura y fase post-dura solo para hembras maduras. Se ha mencionado para *Pinctada maxima* (Jameson, 1901), que la infestación por *Pinnotheres villosulus* Guerin, 1830, afecta el manto ocasionándole desgarro y producción alta de mucus (Dix 1973). Houghton (1963) encontró que cuando *Pinnotheres pisum* (Linnaeus, 1767) tiene como huésped a *Mytilus edulis* Linnaeus, 1758, en la zona de entremareas de la costa británica, los cangrejos grandes infestan solo a las tallas grandes de mejillones y con mayor frecuencias en aquellos que se encuentran en el margen infralitoral, siendo el porcentaje de infestación relacionado con los niveles de mareas en donde se encuentra la población de mejillón azul. Salas-Garza et al. (1989) encuentran a *Fabia subquadrata* en una población de la costa del pacífico en Baja California de *Mytilus californianus* Conrad, 1837, semejante a aquella encontrada por el anterior autor.

Amaro (1979) describe la incidencia de *Tumidotheres maculatus* en el mejillón azul, como un problema en productos de conserva, afectando la calidad y apariencia del alimento. En almeja catarina se presenta el problema cuando el producto es comercializado como almeja entera precocida.

El objetivo principal de este trabajo es determinar los cambios en la incidencia del cangrejo chícharo, en las poblaciones de almeja catarina, *Argopecten circularis*. Además de determinar fecundidad, frecuencia de infestación, daños en el manto, relación de tallas huésped-simbionte y posibles efectos en el crecimiento de los bivalvos.

MATERIALES Y METODOS

Por medio de arrastres con red de prueba (tipo chango) y de la captura comercial se colectaron 2322 almejas catarinas en quince localidades seleccionadas del sistema lagunario de Bahía Magdalena (Fig. 1). El período de muestreo comprendió de enero a septiembre de 1989. El material fue previamente fijado en formol al 10% y etiquetado. La profundidad en la cual se obtuvieron los organismos quedó comprendida entre los 6 y 27 m.

Para machos y hembras, se obtuvieron características morfométricas tales como longitud del cefalotórax, longitud rostral y peso húmedo total. Las almejas catarinas infestadas fueron también medidas y pesadas. Se usó un vernier de 0.1 mm de precisión, y una balanza eléctrica con capacidad de 200 g y precisión de 10 mg. Para el caso de las hembras ovígeras, se procedió de la manera siguiente: las masas de huevos fueron desprendidas con los pleópodos, determinando el peso de cada masa con pleópodos, restando el peso de estos últimos posteriormente.

En el laboratorio, los huevos fueron separados de los pleópodos por medio de la técnica de lavado con cloro descrita por Choy (1985). Se tomó una alícuota de 0.03 g y se colocó en un recipiente con una solución al 2% de hipoclorito de sodio durante un lapso de tiempo de 2 a 3 minutos. Después que se drenó el líquido con la ayuda de un tamiz de 60 µm para retener los huevos, se lavaron con agua y posteriormente se neutralizaron con una solución de tiosulfato de sodio (0.5 veces la concentración de cloro).

El conteo de los huevecillos se realizó con ayuda de un microscopio estereoscopio a 40×, y de 20 a 25 huevecillos húmedos por cada individuo fueron medidos con un micrómetro ocular.

Se aplicó una prueba de análisis de variancia de una vía (Sokal y Rohlf 1969) para determinar si la incidencia del cangrejo entre tallas y pesos de la almeja catarina tiene algún efecto en su crecimiento. Además se realizó un análisis de regresión para determinar la relación entre el tamaño, peso y fecundidad del cangrejo y del huésped.

RESULTADOS

Durante el año de estudio se revisaron un total de 2322 individuos de almeja catarina con una longitud de 2.5 a 7.0 cm, encontrándose un total de 140 cangrejos, variando de febrero a junio la incidencia de 5.20 a 6.40%. Todas las muestras fueron de la zona de Bahía Magdalena (Fig. 2). Se revisaron cada mes 500 almejas de extracción comercial; de las muestras bimensuales con red de arrastre, se seleccionó una muestra de 50 almejas. De marzo a diciembre se observaron valores de infestación desde 0% en diciembre hasta 30.91% en junio. La mayor incidencia se obtuvo para la zona de canales, sitio conocido como La Curva del Diablo, y nula para Bahía Magdalena (Fig. 3).

La relación de sexos de los cangrejos fue muy variable, y en el 60% de las muestras solo se encontraron hembras, con un solo individuo por almeja. En el resto de las muestras, los machos estuvieron presentes en una relación de 1:5.

En mayo y junio, la proporción de machos en fase-dura maduros alcanzó un intervalo de tallas de 4.9 a 9.5 mm de ancho del cefalotórax. Para marzo, fueron mas frecuentes los machos con el cefalotórax blando con intervalo de tallas de 6.0 a 10.5 mm (Fig. 4). Las hembras correspondieron de la misma manera que los machos, las hembras sin huevecillos con intervalo de tallas de 4.0 a 12.0 mm de ancho de cefalotórax para las hembras en fase post-dura; en mayo, las hembras ovígeras en fase post-dura presentaron tamaños de 6.5 a 12.5 mm (Fig. 5).

Las hembras ovígeras en fase post-dura fueron abundantes de

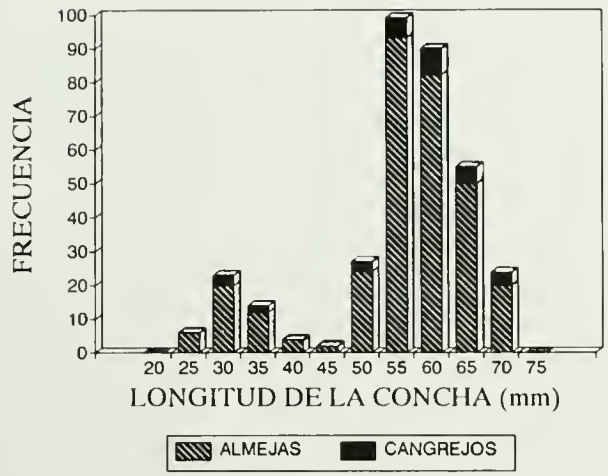


Figura 2. Distribución de la frecuencia de los intervalos de tallas de *Argopecten circularis* con incidencia de pinotéridos y sin ellos.

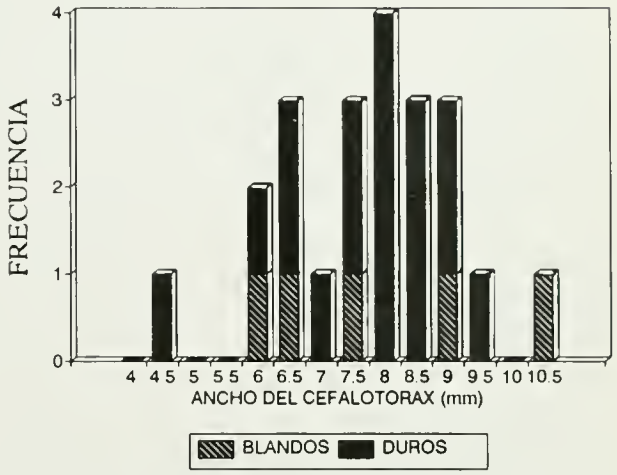


Figura 4. Distribución de la frecuencia de intervalos de tallas de los cangrejos machos en fase-dura V maduros, blandos y duros.

febrero a septiembre; en el mes de mayo, alcanzaron un valor alto (92%) para volver a descender en los meses siguientes (Fig. 6). En lo que se refiere a la fecundidad absoluta para estos organismos, se observaron valores mínimo y máximo de 1,369 y 19,638 huevos, correspondiendo a tallas de 11.0 y 11.5 mm de ancho de cefalotórax. Las tallas más frecuentes fueron de 10.0 a 10.5 mm, con valores mínimo y máximo de 1,787 a 15,504 huevos (Tabla 1). El tamaño de los huevos presentó valores mínimo y máximo de 226 y 280 µm, siendo mas frecuente el tamaño de 255 µm.

La incidencia de cangrejos en una muestra de 138 almejas, con un total de 11 moluscos infestados, se utilizó para realizar un análisis de variancia con las medias de la longitud del cefalotórax y el peso húmedo sin concha entre los individuos infestados y no infestados. Con la longitud del cefalotórax se observa que no hay diferencias estadísticamente significativas ($P < 0.086$). En cambio, al analizar el peso húmedo sin concha de los especímenes infestados y no infestados, fueron significativamente diferentes ($P < 0.009$) siendo de menor peso las almejas infestadas (Tabla 2).

El análisis de regresión lineal de las relaciones de talla–fecundidad y peso–fecundidad de los cangrejos (muestras de febrero a septiembre) mostró una baja correlación entre fecundidad y longitud del cefalotórax; siendo un poco mejor la correlación entre la fecundidad y el peso total (Tabla 3).

DISCUSION

La incidencia de *Tumidotheres margarita* se presenta elevada en los bancos de almeja catarina de Bahía Magdalena, B.C.S., comparada con otras regiones de Norteamérica, en particular en el caso de las costas de California y Baja California donde se han registrado tasas que fluctúan entre 0.53 y 3% (Morris et al. 1980, Salas-Garza et al. 1989). En las costas del Atlántico, se encontró

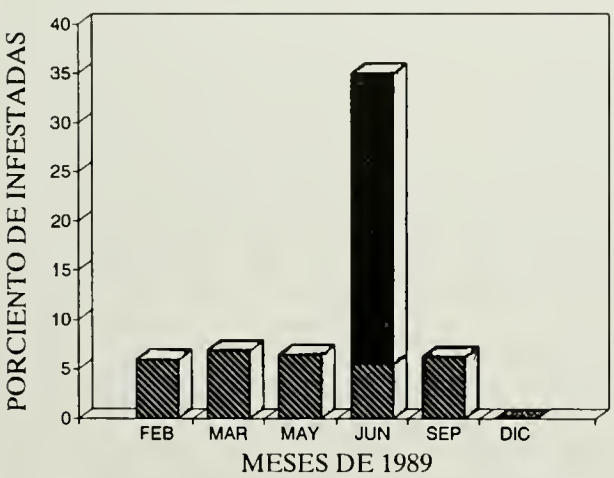


Figura 3. Incidencia de infestación del cangrejo *Tumidotheres margarita* en *Argopecten circularis* en la zona de bahía, explotada comercialmente, y en la zona de canales, sin explotar.

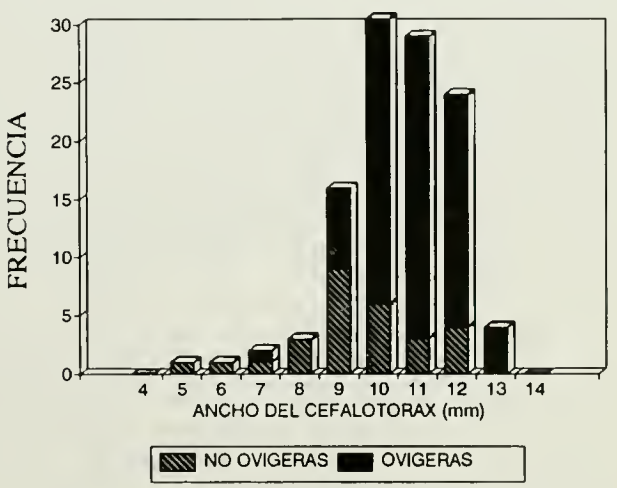


Figura 5. Distribución de la frecuencia de intervalos de tallas de las hembras ovígeras y sin huevecillos.

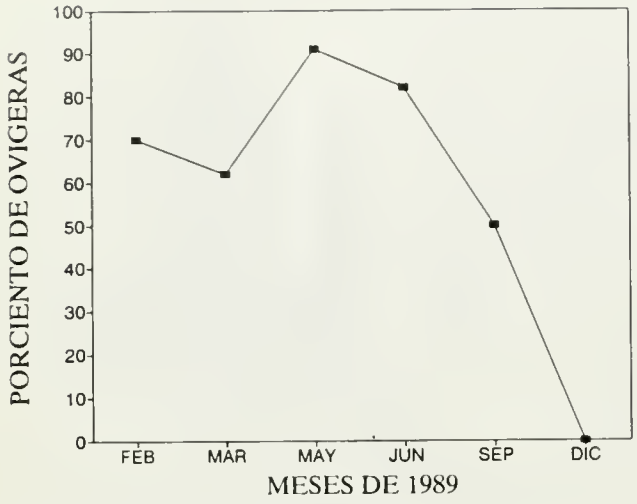


Figura 6. Frecuencia de hembras ovígeras en la zona de Bahía Magdalena, y meses en que el fenómeno de maduración de huevos se presentó durante 1989.

Tumidotheres maculatus en poblaciones de *Argopecten irradians concentricus* (Say, 1822), con valores similares (1.4 a 12%) a los registrados en este estudio (Kruczynski 1972). La variabilidad entre zonas cercanas ha sido corroborada por Christensen y McDermott (1958) y Houghton (1963), encontrando variaciones importantes en los porcentajes de infestación en bancos de *Crassostrea virginica* (Gmelin, 1791) y de *Mytilus edulis* en las costas del Atlántico de Norteamérica e Islas Británicas.

Los pinotéridos mas grandes siempre fueron hembras ovígeras en fase post-dura y los machos en fase-dura que se encontraron en almejas también grandes. Este patrón de características morfológicas externas fue propuesto por Stauber desde 1945 para *Pinnotheres ostreum*, y posteriormente modificado por Christensen y McDermott (1958) y Pearce (1969) que sugieren la fase post-dura solo para las hembras, equivalente a la fase-dura V de Stauber. Es posible que las almejas adultas sean mas fácilmente infestadas por estos simbiontes, debido a que la hembra en la fase dura deja al huésped para participar en una multitud copulatoria en el océano abierto. Una vez fecundada por el macho, que siempre mantiene la fase-dura, necesita de mayor espacio que le facilite introducirse al interior de las valvas del huésped y dispondrá de un amplio espacio en la cavidad del manto de la almeja. La incidencia del cangrejo estuvo presente en intervalos de tallas de 3.5 a 6.4 cm de longitud de

TABLA 1. Mediciones morfométricas y fecundidad absoluta observada en *Tumidotheres margarita* en Bahía Magdalena.

Fecha ambiente	Ancho cefalotórax (mm)	Peso total (g)	Peso de huevos (g)	No. promedio de huevos por muestra	Tamaño huevos (µm)	No. total huevos
28 febrero 1989 (T 13.0°C, S 34.3‰, O_2 8.0 mg/l, prof. 25 m)						
12	10.3	0.42	0.05	558	251	1395
15	9.1	0.30	0.06	699	266	4194
16	12.2	0.70	0.22	2678	242	19638
17	9.8	0.46	0.07	766	270	1787
20	9.0	0.40	0.09	1266	242	5697
22	10.5	0.52	0.08	2032	272	5418
23	9.3	0.28	0.08	615	262	1640
24	9.2	0.41	0 18	558	226	3348
25	11.5	0.71	0.12	1202	244	4808
15 marzo 1989 (T 14.5°C, S 34.1‰, O_2 12.6 mg/l, prof. 24 m)						
16	10.2	0.32	0.05	2477	228	5005
17	10.3	0.65	0.13	2226	254	7587
18	9.6	0.42	0.08	3656	284	12724
20	10.3	0.63	0.11	3861	251	6207
21	10.2	0.55	0.17	5947	244	15504
22	10.1	0.41	0.10	2320	256	6150
23	11.1	0.46	0.12	816	241	1364
25	10.5	0.43	0.11	1484	247	4174
26	9.0	0.35	0.09	1746	278	11439
18 mayo 1989 (T 15.0°C, S 34.7‰, O_2 17.5 mg/l, prof. 25 m)						
7	9.7	0.37	0.09	2180	255	5115
8	9.9	0.48	0.13	1701	256	7969
13	12.0	0.65	0.16	1770	255	10360
17	11.3	0.54	0.12	1654	254	7074
20	10.4	0.40	0.09	1930	264	4365
22	10.1	0.46	0.09	1413	268	4221
24	10.5	0.51	0.11	1834	249	4983
27	10.0	0.45	0.10	2028	249	5176
29 junio 1989 (T 19.5°C, S 33.9‰, O_2 11.2 mg/l, prof. 27 m)						
15	10.9	0.58	0.14	1595	262	5226
17	11.3	0.72	0.06	1330	280	1710
20	9.0	0.62	0.13	1637	269	5035
21	9.8	0.40	0.06	1875	261	2800
24	8.5	0.29	0.04	1495	273	2040
26	10.2	0.47	0.1	1746	266	6355

TABLA 2. Resultados del análisis de variancia de las medias de tallas y pesos de almejas infestadas y sin infestar.

Fuente de variación	Suma de cuadrados	Grados de libertad	Cuadrado medio	Razon de variancias	
				F	*P*
Comparaciones entre la altura de la concha					
Entre los groupos	35.1	1	35.1	2.99	0.086
Dentro de los grupos	1596.5	136	11.7		
Total	1631.6	137			
Comparaciones entre el peso húmedo sin concha					
Entre los groupos	40.14	1	40.14	7.06	0.009
Dentro de los grupos	772.91	136	5.68		
Total	813.05	137			

la valva, siendo más frecuente de 5.6 a 6.4 cm (Fig. 2). En *Argopecten irradians*, la frecuencia de infestación fue en tallas de 4.0 a 6.5 cm de altura de las valvas (Kruczynski 1972); ésto es muy semejante a lo observado en las almejas catarinas de Bahía Magdalena. Otros autores mencionan resultados similares con mejillones (Houghton 1963, Salas-Garza et al. 1989).

La variabilidad de la incidencia entre zonas cercanas ha sido corroborada por Houghton (1963), encontrándose variaciones importantes en los porcentajes de infestación en bancos de mejillón azul de las costas británicas. En la zona de bahía, la densidad de almejas adultas fue de 4 individuos por metro cuadrado, muy inferior a la zona de canales donde fue de 35 por metro cuadrado. Esta diferencia es resultado de la extracción comercial en la bahía. Entonces la infestación será mayor en la zona de canales o zona sin explotar, debido a que el número de almejas adultas será superior y las posibilidades de incidencia se incrementarán (Fig. 3).

En la época en que se presenta un mayor número de hembras ovígeras y con un grado intermedio de desarrollo embrionario (variación en el tamaño de huevos de 226 a 280µm), es durante los meses de febrero a junio (Fig. 6). Similarmente los machos maduros están presentes (Figs. 4 y 5). La presencia de hembras maduras correspondieron con huéspedes adultos y de tallas grandes.

Al hacer un análisis de los resultados de la relación fecundidad–ancho del cefalotórax, Bagenal (1971) indica que en los estudios de fecundidad se aplica una ecuación que se puede convertir en relación lineal por una transformación logarítmica. Este método se aplicó y la relación fue muy baja (Tabla 3). Esta variabilidad que existe entre individuos de igual tamaño, lo cual hace que la correlación sea baja; aunque esto se puede deber también al número de ejemplares colectados.

Con respecto a los efectos en el crecimiento de las almejas, las observaciones fueron pocas como para establecer una buena relación, pero son significativas las tallas de las almejas con un alto porcentaje de infestación, siendo en promedio más pequeñas (Tabla 2). Kruczynski (1972) observó el crecimiento en condiciones controladas de almejas catarinas del Atlántico, con pinotéridos y sin ellos; en el estudio marcó fitoplancton con ^{14}C demostrando que los cangrejos tomaban de las branquias de la almeja su alimento. También, menciona que la depresión ejercida sobre la gónada puede causar una baja producción de huevos y espermas.

Considerando que la incidencia de la infestación es alta, para las población de almeja catarina de Bahía Magdalena, los pinotéridos podrían tener un efecto en la pesquería de la almeja, como es la pérdida de peso de las partes blandas y reduciendo en el tamaño del músculo aductor (principal producto de exportación).

AGRADECIMIENTOS

A el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento para realizar el estudio, y a la COFAA del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo otorgado para asistir al "I Coloquio Sobre Macrocrustáceos Bentónicos del Pacífico Este Tropical"; a Federico García, Andrés Levy y José Colado por su ayuda en el desarrollo de los trabajos de campo y laboratorio, así como las sugerencias en la redacción del escrito.

LITERATURA CITADA

Alvarez-Borrego, S., A. Galindo-Bect, y A. Chee-Barragan. 1975. Características hidroquímicas de Bahía Magdalena, B.C.S. Ciencias Marinas (México) 2 (2):94–109.

Amaro, J. 1979. *Mytilus edulis platensis–Pinnotheres maculatus* un caso de comensalismo con incidencia en la tecnología de las conservas de mariscos. Pp. 273–278 *in* Memorias del Seminario de Ecología Bentónica y Sedimentación de la Plataforma Continental del Atlántico Sur. UNESCO.

Bagenal, T. B. 1971. Eggs and early life history. Part I, Fecundity. Pp. 168–179 *in* W. E. Ricker (ed.). Methods for Assesments of Fish Production in Fresh Waters. I.B.P. Handbook No. 3.

Campos-González, E., y J. R. Campoy-Favela. 1987. Morfología y distribución de dos cangrejos chícharo del Golfo de California (Crustacea: Pinnotheridae). Revista de Biología Tropical 35 (2):221–225.

TABLA 3. Valores calculados de las ecuaciónes de regresión peso total–longitud de cefalotórax, fecundidad-longitud de cefalotórax y fecundidad-peso y coeficientes de correlación.

Variables	Ecuación de regresión $Y = aX + b$	Coeficiente de correlación
Peso total–longitud de cefalotórax	$P = 0.100625(L) - 0.54447$	0.583130
Fecundidad–longitud de cefalotórax	$F = -39.9498(L) + 2388.5$	0.000793
Fecundidad–peso total	$F = 1021.724(P) + 1491.354$	0.010327

Campos-González, E. 1989. *Tumidotheres*, a new genus for *Pinnotheres margarita* Smith, 1869, and *Pinnotheres maculatus* Say, 1818 (Brachyura: Pinnotheridae). Journal of Crustacean Biology 9 (4):672–679.

Cheng, T. C. 1967. Marine molluscs as hosts for symbioses. Advances in Marine Biology 5:1–424.

Choy, S. C. 1985. A rapid method for removing and counting eggs from fresh and preserved decapod crustaceans. Aquaculture 48:369–372.

Christensen, A. M., and J. J. McDermott. 1958. Life-history and biology of the oyster crab, *Pinnotheres ostreum* Say. Biological Bulletin 114:146–179.

Dix, T. G. 1973. Mantle changes in the pearl oyster *Pinctada maxima* induced by the pea crab *Pinnotheres villosulus*. Veliger 15 (4):330–331.

Houghton, D. R. 1963. The relationship between tidal level and the ocurrence of *Pinnotheres pisum* (Pennant) in *Mytilus edulis* L. Journal of Animal Ecology 32 (2):253–257.

Kruczynski, W. L. 1972. The effect of the pea crab, *Pinnotheres maculatus* Say, on growth of the bay scallop, *Argopecten irradians cancentricus* (Say). Chesapeake Science 13 (3):218–220.

Pearce, J. B. 1962. Adaptation in symbiotic crabs (Decapoda: Pinnotheridae) of the family Pinnotheridae. Biologist 45 (1–2):11–15.

Pearce, J. B. 1966. The biology of mussel crab, *Fabia subquadrata*, from waters of the San Juan Archipelago, Washington. Pacific Science 20:3–35.

Pearce, J. B. 1969. On reproduction in *Pinnotheres maculatus* (Decapoda: Pinnotheridae). Biological Bulletin 127:384.

Rathbun, M. J. 1918. The grapsoid crabs of America. Bulletin of the United States National Museum 97:1–461.

Rodríguez de la Cruz-Ramírez, M. C. 1987. Crustáceos Decápodos del Golfo de California. Secretaría de Pesca, México, D.F., México.

Salas-Garza, A., F. García-Pámanes, L. García-Pámanes, y A. Oliva de la Peña. 1989. Incidencia de *Fabia subquadrata* (Crustacea: Decapoda: Pinnotheridae), en *Mytilus californianus* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae), en la costa de Eréndira, Baja California, México. Ciencias Marinas (México) 15 (2):29–40.

Sokal, R. and Rohlf, F. J. 1969. Biometry. The Principles of Practice of Statistics in Biological Research. Freeman, San Francisco, California, U.S.A.

Wicksten, M. K. 1982. New records of pinnotherid crabs from the Gulf of California (Brachyura: Pinnotheridae). Proceedings of the Biological Society of Washington 95 (2):354–357.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 26 1 November 1992

Efecto de la "Barrera de las Islas" en la Distribución de los Braquiuros (Crustacea: Decapoda) en el Golfo de California

Francisco Correa Sandoval

División de Oceanología, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Apdo. Postal 2732, Ensenada, Baja California, México

Alberto Carvacho Bravo

Departamento de Acuicultura, Instituto Profesional de Osorno, Casilla 933, Osorno, Chile

RESUMEN.—La distribución de los cangrejos Brachyura del Golfo de California es analizada utilizando el análisis de agrupamiento (cluster analysis) y el método de Peters. De acuerdo a los porcentajes de las especies de origen diferente, el Golfo de California es dividido en una provincia con dos áreas, el Alto y Bajo Golfo, ambas pertenecientes a la Región Tropical del Pacífico Este. Tales diferencias en la distribución dentro del golfo son debidas a una barrera biogeográfica localizada en el área de las Islas Angel de La Guarda y Tiburón, que actúa de sur a norte con una efectitividad del 69%. Se discute la presencia de *Cancer amphioetus* como la única especie aislada en el Alto Golfo con una distribución discontínua. 53 especies (19.55% del total) son endémicas del Golfo de California. De éstas, 7 son endémicas del Alto Golfo, 28 son del Bajo Golfo y 18 son comunes a ambas áreas. La familia con mayor número de especies endémicas (16) es Pinnotheridae.

ABSTRACT.—The distribution of the brachyuran Crustacea of the Gulf of California was analysed using cluster analysis and the Peters' method. Both analyses suggest that the upper and lower Gulf should be recognized as separate biogeographic areas, although both are components of the Tropical Eastern Pacific Region. The midriff region, around the islands of Angel de La Guarda and Tiburon, is an effective biogeographic barrier, and 69% of Gulf brachyuran species do not penetrate north of this region. Only one species, *Cancer amphioetus*, exhibits a discontinuous distribution, having populations on the west coast of Baja California and an isolated population in the northern Gulf. Overall, 53 brachyuran species (19.55% of the total Gulf brachyuran fauna) are endemic to the Gulf of California. Of these, 7 are restricted to the upper Gulf, 28 are restricted to the lower Gulf, and 18 occur in both areas. The family with the most endemic Gulf species (16) is the Pinnotheridae.

INTRODUCCION

El Golfo de California presenta algunos rasgos que lo hacen un tema de estudio interesante desde el punto de vista biogeográfico. Se trata de un mar interior con una biota de claras afinidades tropicales situado en una latitud que corresponde a una región de aguas templadas, pero separado de éstas por una angosta faja de tierra de más de mil kilómetros de longitud, la península de Baja California. Mientras las características tropicales se acentúan hacia el sur, donde la temperatura del agua llega a permitir el establecimiento de arrecifes coralinos, hacia el norte las fluctuaciones estacionales pueden llegar a más de 20°C en la zona entre mareas (Robinson 1973, Alvarez-Borrego 1983). La paleoclimatología aporta, además, elementos de interés, ya que es bien conocido el efecto que las últimas glaciaciones han tenido en la modificación de las isotermas marinas en la costa del Pacífico nororiental (Holmes 1980). En los momentos de máxima glaciación, el desplazamiento hacia el sur de las bajas temperaturas han debido permitir la invasión del Golfo por poblaciones provenientes de aguas frías septentrionales. Estas particularidades han estimulado la realización de numerosos estudios sobre la distribución y relaciones de la biota del Golfo de California (ver Garth 1960, Soulé 1960, Walker 1960, Parker 1964).

Los crustáceos decápodos son un adecuado material para estudios de distribución ya que acerca de ellos existe una información relativamente abundante. Varios trabajos dan cuenta del estado de conocimientos acerca de este grupo en el Golfo de California (e.g. Rathbun 1918, 1925, 1930, 1937, Glassell 1934, Steinbeck y Ricketts 1941, Garth 1958, 1960, Garth y Stephenson 1966, Parker 1964, Crane 1975, Brusca 1980, Manrique 1981, Carvacho y Ríos 1982, Gore, 1982, Wicksten 1982, 1983, Campos y Campoy 1987, Griffith 1987, Romero y Carvacho 1987, Hendrickx 1979, 1984a; 1987, 1990a, Hendrickx et al. 1983, Hendrickx y van der Heiden 1983a, Villalobos et al. 1989, Correa 1991).

Soulé (1960) y Walker (1960) han encontrado diferencias bióticas a lo largo del golfo, situando una zona de transición a la altura de las dos grandes islas, Angel de La Guarda y Tiburón, que parecieran marcar un límite entre un Alto y un Bajo Golfo, áreas fácilmente distinguibles, además, por algunas diferencias abióticas

(Alvarez-Sánchez 1974; Alvarez-Borrego 1983; Baumgartner y Christensen 1985). Una barrera podría situarse, más específicamente, en el Canal de Ballenas y entre las islas mencionadas. Para esa zona, la temperatura superficial del mar en invierno es baja (14°C) si se le compara con la del resto del golfo (16° a 20°C) y en el verano sube por sobre los 20°C (Robinson 1973, Alvarez-Borrego 1983, Badan-Dangon et al. en prensa). En toda el área adyacente a las islas hay fenómenos de surgencias durante casi todo el año, debido a las fuertes mezclas de las mareas locales (Roden y Groves 1959). Otro factor importante es el tipo de sustrato. En el Alto Golfo el fondo es esencialmente arenoso mientras que en Bajo Golfo es arcilloso (Parker 1964). Todos estos fenómenos tienen, en mayor o menor grado, una expresión en la distribución de los animales, lo que ha llevado a Soulé (1960) y Walker (1960), entre otros, a postular la existencia de una zona de transición en esta región.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio está basado en el análisis de las informaciones faunísticas de Correa (1988, 1991) quien reconoce la presencia de 271 especies de Brachyura en el Golfo de California. Para poner a prueba las eventuales diferencias entre las taxocenosis de crustáceos del norte y sur del Golfo se compararon cinco localidades: dos en el Alto Golfo (Puerto Peñasco y Laguna Percebú); una en la supuesta zona transicional (Bahía de Los Angeles) y dos en el Bajo Golfo (Bahía Concepción y Mazatlán) (Fig. 1). En tres de ellas (Laguna Percebú, Bahía de Los Angeles y Bahía Concepción) se realizó un esfuerzo de muestreo sostenido por largo tiempo (de 1981 a 1988), mientras que en las otras se cuenta con información adecuada proveniente de estudios realizados por otras instituciones (Allan Hancock Foundation, Universidad del Sur de California; Escuela Superior de Ciencias de la Universidad Autónoma de Baja California; Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Estación Mazatlán de la Universidad Nacional Autónoma de México).

El primer método de comparación empleado fue el de Peters (1971), que consiste en determinar los coeficientes de similitud de Jaccard entre una localidad y cada una de las demás, ordenarlos en columnas por sus valores decrecientes y comparar cada estación con sus vecinas inmediatas. Un segundo análisis emplea también el índice de Jaccard. Se trata del método de agrupamiento (cluster analysis) (Davis 1973).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Sobre 271 especies reconocidas para el Golfo (Tabla 1), 188 han sido halladas sólo al sur de las grandes islas, ocho son exclusivas del Alto Golfo y 75 son comunes a ambas regiones. Expresado de otra manera, las islas actúan preferentemente como barrera de sur a norte, con una retención de un 69%, dejando pasar sólo 75 de las 263 especies que forman la taxocenosis meridional. En el sentido opuesto el efecto de la barrera es mínimo, no llegando al 10%. Esta cifra desciende aún más (a 8.4%) si se considera que una de las especies "endémicas" del Alto Golfo es *Cancer amphioetus*, que tiene en realidad una distribución disyunta restringida, por una parte, al Norte y Centro del Golfo, y por otra, a la costa occidental de los Estados Unidos, de Japón y de Corea (Hendrickx 1990b).

El método de Peters nos indica que si el orden de similitudes decrecientes es el mismo en dos localidades, debe suponerse que la afinidad entre ellas es tal que no pueden existir barreras significativas. El ordenamiento de valores (Tabla 2) muestra que no existen diferencias entre las dos localidades del Alto Golfo (Puerto Peñasco y Laguna Percebú), así como tampoco los hay entre las

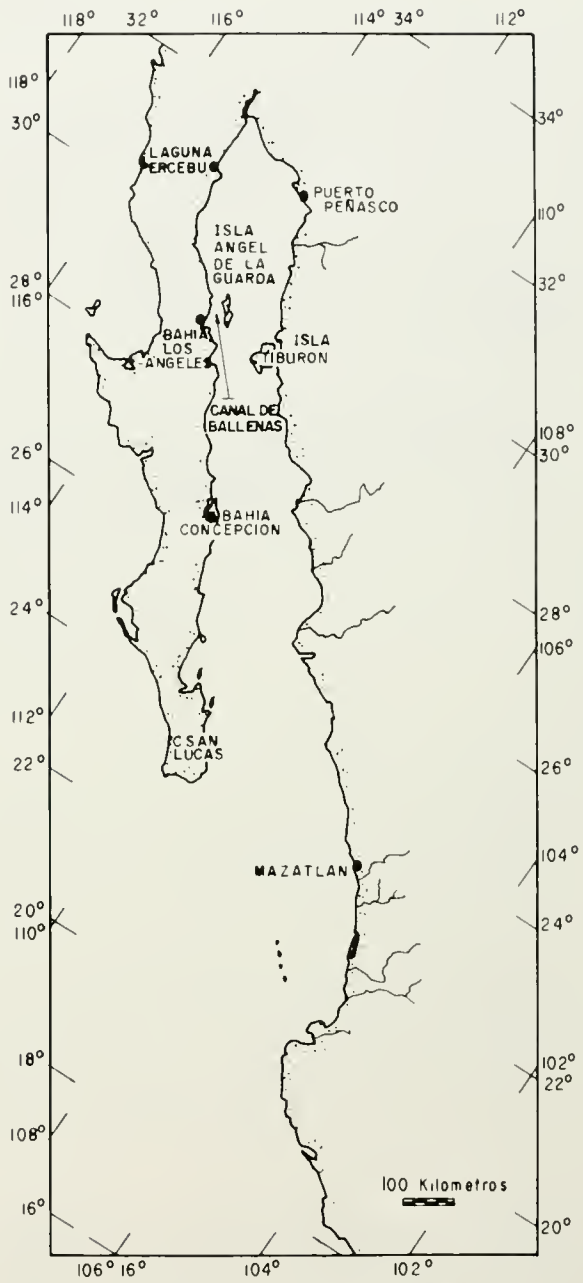


Figura 1. Golfo de California: localidades citadas en el texto.

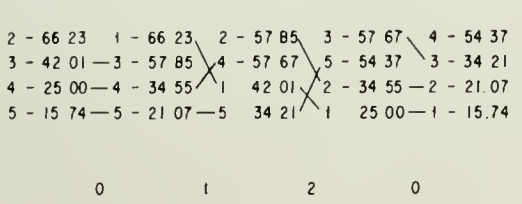
estaciones del sur, Bahía Concepción y Mazatlán. Bahía de Los Angeles, en cambio, registra diferencias con las áreas vecinas hacia el norte y al sur. El doble cruzamiento entre Bahía de Los Angeles y Bahía Concepción indicaría una mayor diferencia con este último lugar que con Laguna Percebú, hacia donde hay sólo un entrecruzamiento. El método de agrupamiento (Fig. 2) muestra algunas discrepancias con el anterior. Las localidades del Alto Golfo de nuevo muestran una estrecha similitud, pero en este caso la estación de transición, Bahía de Los Angeles, queda francamente incorporada al agrupamiento del Bajo Golfo.

TABLA 1. Número total de especies y géneros de braquiuros del Golfo de California.

Familia	Géneros	Especies	Especies endémicas
Dromiidae	2	4	0
Dynomenidae	1	1	0
Homolidae	1	1	0
Raninidae	3	5	1
Calappidae	6	8	0
Dorippidae	1	3	0
Leucosiidae	8	15	2
Majidae	31	60	10
Parthenopidae	7	13	0
Aethridae	1	1	0
Daldorfidae	1	1	0
Dairidae	1	1	0
Atelecyclidae	1	1	1
Cancridae	1	2	0
Goneplacidae	9	10	0
Portunidae	5	13	1
Xanthidae	16	26	5
Menippidae	3	5	0
Panopeidae	8	25	7
Pilumnidae	2	11	4
Trapeziidae	1	2	0
Pinnotheridae	9	26	16
Cymopolidae	1	5	2
Gecarcinidae	3	4	0
Grapsidae	12	17	4
Hapalocarcinidae	1	1	0
Oeypodidae	2	10	0
Total	137	271	53

Los resultados anteriores muestran la relativa homogeneidad de las localidades extremas entre sí y las diferencias ostensibles entre el Alto y el Bajo Golfo. En comparación con otros estudios, el patrón de distribución de briozoarios dentro del Golfo (Soulé 1960) se asemeja, parcialmente, al de braquiuros. La discrepancia se encuentra en la fijación de la zona de transición entre el sur y el norte del golfo. Soulé (1960) la ubica desde el norte de la Isla del Carmen (26°N) hasta el norte de Guaymas (28°N). Walker (1960) encuentra para la ictiofauna patrones de distribución diferentes, pero coincide en una área de transición cercana a las grandes islas, desde Tiburón hasta Guaymas. Para el caso de los braquiuros, la situación equívoca de Bahía de Los Angeles expresa una realidad

TABLA 2. Diagrama de las relaciones de similitud entre todas las localidades y el número de discrepancias en el arreglo entre cada localidad (según el método de Peters 1971). 1, Puerto Peñasco; 2, Laguna Percebú; 3, Bahía de Los Angeles; 4, Bahía Concepción; 5, Mazatlán.



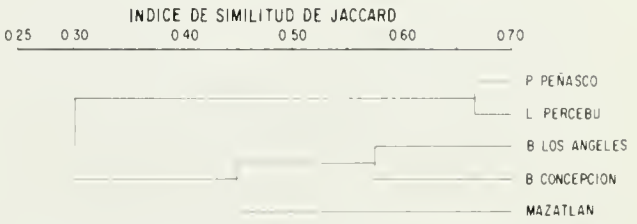


Figura 2. Dendrograma de similitud de especies (cluster analysis) en las localidades estudiadas del Golfo de California.

bien conocida en biogeografía: la dificultad de precisar fronteras exactas, que hace que las llamadas "zonas de transición" sean, en realidad, zonas de mezcla de faunas. La mayor diversidad faunística de la fracción meridional del Golfo de California es expresión de una mayor diversidad de ambiente, muchos de ellos ligados a condiciones de mares tropicales con gran estabilidad climática a lo largo del año. Es el caso de los manglares, relativamente abundantes desde Bahía Concepción al sur, y de los arrecifes coralinos situados hacia el sur de la península de Baja California. Es comprensible que esta fauna de afinidades tropicales le resulte difícil remontar la barrera de las islas, que no sólo implica la desaparición de numerosos ambientes, sino, además, la existencia de condiciones tensionantes, como las extremas fluctuaciones térmicas estacionales. Se explica así con facilidad la eficiencia de la barrera en el sentido sur–norte. Es obvio que en sentido inverso la barrera no exista o que su retención sea tan baja (menos del 10%) si se asume que el Alto Golfo es un fondo de saco ciego, relativamente joven en el tiempo (4.5 millones de años), y que se ha poblado, precisamente, con especies provenientes del sur. Las pocas especies endémicas del Alto Golfo, siete en total, pertenecen todas a la familia Pinnotheridae, un grupo de cangrejos comensales de hábitos extremadamente especializados. En lo que concierne a *Cancer amphioetus*, parece ser que esta es la única especie con una distribución disyunta y no se ha registrado para el Bajo Golfo ni al sur de la península.

LITERATURA CITADA

Alvarez-Borrego, S. 1983. Gulf of California. Pp. 427–449 *in* B. H. Ketchum (ed.). Estuaries and Enclosed Seas. Elsevier, Amsterdam, Netherlands.

Alvarez-Sánchez, L. G. 1974. Currents and water masses at the entrance to the Gulf of California, Spring 1970. M.S. Thesis, Oregon State University, Corvallis, Oregon, U.S.A.

Badan-Dangon, A., C. J. Koblinsky, y T. Baumgartner. En prensa. Spring and summer in the Gulf of California: Observation of surface thermal patterns. Oceanologica Acta.

Baumgartner, T., y N. Christensen. 1985. Coupling of the Gulf of California to large-scale interannual climatic variability. Journal of Marine Research 43:825–848.

Brusca, R. C. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California (2nd. Ed.). University of Arizona Press, Tucson, Arizona, U.S.A.

Campos, E., y J. R. Campoy. 1987. Morfología,y distribución de dos cangrejos chícharo del Golfo de California (Crustacea: Pinnotheridae). Revista de Biología Tropical 35:221–225.

Carvacho, A., y R. Ríos. 1982. Los camarones carídeos del Golfo de California. II. Catálogo, claves de identificación y discusión biogeográfica. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 9:279–294.

Correa, S. F. 1988. Biogeografía de los cangrejos (Brachyura) del Golfo de California. Tesis de Maestría en Ciencias, Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Baja California, México.

Correa, S. F. 1991. Catálogo y Bibliografía de los Cangrejos (Brachyura) del Golfo de California. Comunicaciones Académicas. Dirección Académica del CICESE. Serie de Acuicultura, CIACO9001. Departamento de Acuicultura. Centro de Investigación Científica y Educación Superior de Ensenada, Baja California, México.

Crane, J. 1975. Fiddler Crabs of the World. Ocypodidae: Genus *Uca*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, U.S.A.

Davis, J. C. 1973. Statistics and Data in Geology. Wiley, New York, U.S.A.

Garth, J. S. 1958. Brachyura of the Pacific coast of America. Oxyrhyncha. Allan Hancock Pacific Expeditions 21:1–854.

Garth, J. S. 1960. Distribution and affinities of the brachyuran crustacea. Symposium on the biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine Biotas. Systematic Zoology 9:105–123.

Garth, J. S., y W. Stephenson. 1966. Brachyura of the Pacific Coast of America. Brachyrhyncha: Portunidae. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 1:1–154.

Glassell, S. A. 1934. Affinities of the brachyuran fauna of the Gulf of California. Journal of the Washington Academy of Sciences 24:296–302.

Gore, R. 1982. Porcellanid crabs from the coasts of Mexico and Central America (Crustacea: Decapoda: Anomura). Smithsonian Contributions to Zoology 363:1–34.

Griffith, H. 1987. Taxonomy of the genus *Dissodactylus* (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae) with descriptions of three new species. Bulletin of Marine Science 40:397–422.

Hendrickx, M. E. 1979. Range extensions of fiddler crabs (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) on the Pacific coast of America. Crustaceana 36:200–202.

Hendrickx, M. E. 1984a. The species of *Sicyonia* H. Milne Edwards (Crustacea: Penaeidae) of the Gulf of California, Mexico, with a key for their identification and note on their zoogeography. Revista de Biología Tropical 32:279–298.

Hendrickx, M. E. 1984b. Estudio de la fauna marina y costera del sur de Sinaloa, Mexico. III. Clave de identificación de los cangrejos de la familia Portunidae (Crustacea: Decapoda). Anales Instituto Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 11:49–64.

Hendrickx, M. E. 1987. *Podochela casoae*, new species (Brachyura: Majidae), from the continental shelf of the Gulf of California, Mexico, with a note on ecology and distribution of *Podochela* in the eastern Pacific. Journal of Crustacean Biology 7:764–770.

Hendrickx, M. E. 1990a. Range extension and host record for *Dissodactylus ususfructus* Griffith, 1987 (Crustacea: Brachyura: Pinnotheridae). Proceedings of the Biological Society of Washington 103:106–107.

Hendrickx, M. E. 1990b. The stomatopod and decapod crustaceans collected during the *Guaytec II* Cruise in the central Gulf of California, Mexico, with the description of a new species of *Plesionika* Bate (Caridea: Pandalidae). Revista de Biología Tropical 38:35–53.

Hendrickx, M. E., y A. M. van der Heiden. 1983a. New records of the stomatopod and decapod crustaceans along the Pacific coast of Mexico. Revista de Biología Tropical 31:337–339.

Hendrickx, M. E., y A. M. van der Heiden. 1983b. Four species of Stomatopoda and Decapoda Brachyura new to the marine fauna of the Gulf of California, Mexico. Crustaceana 44:109–110.

Hendrickx, M. E., F. Flores Verdugo, A. M. van der Heiden, y R. Briseño. 1983. Faunal survey of the decapod crustaceans, reptiles and coastal birds of the Estero El Verde, Sinaloa, Mexico, with some notes on their biology. Anales Instituto Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 10:187–194.

Holmes, A. 1980. Glaciers and glaciation. Pp. 402–467 *in* Principles of Physical Geology. Wiley, New York, U.S.A.

Manrique, F. A. 1981. Two new records for land crabs in the Gulf of California (Brachyura, Gecarcinidae). Crustaceana 41:216–217.

Parker, R. H. 1964. Zoogeography and ecology of macroinvertebrates of the Gulf of California and continental slope of western Mexico. Pp. 331–376 *in* A Symposium. Marine Geology of the Gulf of California. American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma, U.S.A.

Peters, J. A. 1971. A new approach in the analysis of biogeographic data. Smithsonian Contributions to Zoology 107:1–28.

Rathbun, M. J. 1918. The grapsoid crabs of America. Bulletin of the United States National Museum 97:1–461.

Rathbun, M. J. 1925. The spider crabs of America. Bulletin of the United States National Museum 129:1–613.

Rathbun, M. J. 1930. The cancroid crabs of America of the families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. Bulletin of the United States National Museum 152:1–609.

Rathbun, M. J. 1937. The oxystomatous and allied crabs of America. Bulletin of the United States National Museum 166:1–278.

Robinson, M. K. 1973. Atlas of monthly mean sea surface and subsurface temperatures in the Gulf of California, Mexico. San Diego Society of Natural History Memoir 5:1–97.

Roden, G. I., y G. W. Groves. 1959. Recent oceanographic investigations in the Gulf of California. Journal of Marine Research 18:10–35.

Romero, C., y A. Carvacho. 1987. Estudios ecológicos en Laguna Percebú, Alto Golfo de California. I. Crustáceos Decapodos: Anomuros. Sistemática, Ecología, Biogeografía y Claves de Identificación. Ciencias Marinas 13:59–88.

Soulé, J. D. 1960. The distributions and affinities of the littoral marine Bryozoa (Ectoprocta). Symposium on the biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine Biotas. Systematic Zoology 9:100–104.

Steinbeck, J., y E. F. Ricketts. 1941. Sea of Cortez. Viking Press, New York, U.S.A.

Villalobos-Hiriart, J. L., J. C. N. Rodríguez, A. C. D. Barriga, M. D. V. Martínez, P. F. Hernández, E. L. Fernández, y P. S. Valencia. 1989. Listados Faunísticos de México. I. Crustaceos, Estomatopodos y Decapodos Intermareales de las Islas del Golfo de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

Walker, B. W. 1960. The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. Symposium on the biogeography of Baja California and adjacent seas. Part II. Marine Biotas. Systematic Zoology 9:123–133.

Wicksten, M. K. 1982. New records of pinnotherid crabs from the Gulf of California (Brachyura: Pinnotheridae). Proceedings of the Biological Society of Washington 95:354–357.

Wicksten, M. K. 1983. A monograph on the shallow water caridean shrimps of the Gulf of California, Mexico. Allan Hancock Monographs in Marine Biology 13:1–59.

PROCEEDINGS

of the

San Diego Society of Natural History

Founded 1874

Number 27 1 November 1992

Crustáceos Decápodos de la Laguna Barra de Navidad, Jalisco, México

Miriam Alvarez del Castillo C.

Laboratorio de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Guadalajara, Apdo. Postal 3, Barra de Navidad, Jalisco 48987, México

Michel E. Hendrickx

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Estación Mazatlán de la Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 811, Mazatlán, Sinaloa 82000, México

Sergio Rodríguez C.

Laboratorio de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Guadalajara, Apdo. Postal 3, Barra de Navidad, Jalisco 48987, México

RESUMEN.—Entre julio de 1982 y octubre de 1985 se realizó un estudio de los crustáceos decápodos de la Laguna de Barra de Navidad, Jalisco, en la región tropical del Pacífico de México, incluyendo identificación, análisis de las distribuciones horizontal y vertical, de la abundancia relativa y observaciones de los hábitos. En base al tipo de sustrato y a la distancia a la boca se reconocen 12 biotopos. Siete en la zona entre mareas o mesolitoral con sustratos de arena, arena-lodo, guijas y guijarros (cantos rodados), acantilados, afloramientos, así como los canales y marina; cinco en la zona infralitoral con sustratos de arena, arena-lodo, lodo, guijas y guijarros, y acantilado y macizo rocoso. Los biotopos más extensos son, por mucho, aquellos con sustrato lodoso. Se colectaron aproximadamente 1500 individuos (19 familias; 74 especies). El número de especies encontrado es elevado para un ambiente lagunar-estuarino tropical, debido a la presencia de pequeños subambientes con sustrato duro aledaños a la boca. La mayor diversidad específica fue en los Xanthidae (17 especies) y en los Porcellanidae (12 especies). El género con mayor número de especies fue *Petrolisthes* con 10. La mayor diversidad de especies fue encontrada en sustratos duros naturales, particularmente en guijas y guijarros (32 especies para el piso mesolitoral; 27 para el infralitoral). Las familias con mayor distribución horizontal fueron, en general, los Grapsidae y Xanthidae para el piso mesolitoral y los Portunidae para el infralitoral. *Pachygrapsus transversus* se encontró en todos los biotopos mesolitorales con sustrato duro. *Panopeus* cf. *miraflorensis* se colectó en todos los biotopos con sustrato duro natural. *Callinectes arcuatus* y *C. bellicosus* fueron las especies con mayor distribución en los biotopos infralitorales con sustrato blando. No se detectó una marcada dominancia en los biotopos rocosos del piso mesolitoral (índice de dominancia = 44). Las familias con distribución vertical más amplia fueron los Diogenidae, Porcellanidae y Xanthidae; en abundancia por unidad de área sobresalieron *Panopeus* cf. *miraflorensis*, y *Clibanarius albidigitus*. Además, existe una pequeña pesquería para *Callinectes arcuatus*. Otras especies abundantes son *Aratus pisoni*, y en menor grado *Upogebia* sp. y *Uca crenulata*. Se observó que 2 especies aparecen abundantemente durante la temporada de lluvias: *Cardisoma crassum* y *Clibanarius panamensis*. Este último ocurre irregularmente y siempre en conchas de *Cerithidea montagnei*.

ABSTRACT.—Between July 1982 and October 1985, we studied the taxonomy, distribution, relative abundance, and habitats of the decapod crustaceans of the Barra de Navidad Lagoon, Jalisco, located on the Pacific coast of tropical Mexico. Twelve lagoonal habitats were defined, on the basis of substrate and distance from the lagoon inlet, 7 in the intertidal or mesolittoral zone (sand, muddy sand, mud, pebbles, cliffs, channels, and the marina) and 5 in the subtidal zone (sand, muddy sand, mud, pebbles, and cliffs and rocks). The most extense habitat consists of a large muddy area. During the study, 1,500 individuals of 19 families and 74 species were collected. The number of species is high for this type of system, owing to the presence of areas with hard sustrate close to the lagoon entrance and under influence of the marine environment. The families with the largest number of species were the (17) Xanthidae and the Porcellanidae (12). The genus with the highest number of species was *Petralisthes*, with 10. The highest species diversity was found on natural hard substrates, particularly among pebbles (32 species in the intertidal, 27 in the subtidal). Dominance index in rocky intertidal habitats was relatively low (DI = 44). The widest horizontal distributions were found among species of the Grapsidae, Xanthidae (intertidal), and Portunidae (subtidal). *Pachygrapsus transversus* was found in all intertidal habitats with hard sustrate. *Panopeus* cf. *miraflorensis* was collected in all habitats with natural hard sustrate. *Callinectes arcuatus* and *C. bellicosus* enjoyed the widest distribution in subtidal habitats with soft sustrates. The families with the widest vertical distributions were the Diogenidae, Porcellanidae, and Xanthidae, while *Panopeus* cf. *miraflorensis* and *Clibanarius albidigitus* were the most abundant species per unit area. There is a small fishery for the two species of *Callinectes*. Other abundant species are *Aratus pisoni*, *Upogebia* sp., and *Uca crenulata*. Two species, *Cardisoma crassum* and *Clibanarius panamensis*, are abundant during the rainy season only.

INTRODUCCION

A pesar del auge que ha cobrado la biología marina en México durante las dos últimas décadas, el conocimiento que se tiene de la fauna marina y costera sigue siendo relativamente pobre. En particular, la mayoría de los sistemas costeros ubicados en las zonas subtropicales o tropicales no han sido estudiados adecuadamente a pesar de ser accesibles. En las costas del Pacífico mexicano tropical, la casi totalidad de los estudios ecológicos y un gran número de los faunísticos sobre macroinvertebrados se han realizados en el Golfo de California (ver Findley 1976, Brusca 1980, Hendrickx 1986, Villalobos-Hiriart et al. 1989). Al sur del golfo, en cambio, son pocos los ecosistemas que han sido estudiados de manera integral y los listados faunísticos son muy escasos o incompletos (Hendrickx 1984, 1992). Con respecto a los crustáceos bentónicos, el grupo mejor conocido es el de los decápodos (Hendrickx 1985), representado en el área por un gran número de especies con una alta variedad de formas y tamaños (Hendrickx 1990). En su mayoría (88%) estas especies fueron descritas antes de los años cincuentas (Hendrickx 1990); sin embargo, hasta la fecha, poco se sabe acerca de su biología y de las comunidades que conforman o a las cuales pertenecen.

Las comunidades faunísticas de los ambientes lagunares-estuarinos de México han recibido poca atención, aún habiendo reconocido la importancia de éstos como ecosistemas en los ciclos reproductivos y de crecimiento de especies de importancia comercial (Heald et al. 1974, Amezcua-Linares et al. 1987, Hendrickx et al. 1986), o como exportadores de materia orgánica a la plataforma continental (Flores-Verdugo 1989). Estos ecosistemas ocupan en Jalisco únicamente 32 km^2, siendo el segundo estado más pobremente representado en este tipo de cuerpos de agua en el país (Yáñez-Arancibia 1976).

El presente trabajo fue realizado por el Laboratorio de Ciencias Marinas de la Universidad Nacional Autónoma de Guadalajara, en colaboración con el Laboratorio de Invertebrados Bentónicos de la Estación Mazatlán, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología de la Universidad Nacional Autónoma de México en el sistema de Barra de Navidad, Jalisco, en la costa oeste de México. El objetivo del estudio es describir la comunidad de crustáceos decápodos de la laguna en lo referente a su composición, distribución y abundancia de especies. Los resultados forman parte de una tésis de grado (Alvarez del Castillo, 1983) y fueron completados con muestreos efectuados en 1984 y 1985.

MATERIALES Y METODOS

La laguna de Barra de Navidad se localiza en la costa del Pacífico mexicano, en el extremo sur del estado de Jalisco (entre 19° 10'50" N y 19° 12'15" N y entre 104° 39'20" W y 104° 41'07" W), en la franja tropical del Pacífico americano (Fig. 1). Es un sistema lagunar típico (Phleger 1969, Lankford 1975), constituido por un cuerpo de agua de forma más o menos rectangular, con una extensión de aproximadamente 3.6 km^2 (longitud y anchura máximas de 3.5 km y 1.5 km respectivamente). La profundidad oscila entre 1 y 3 m en la mayor parte del sistema y es notable la presencia de 3 islotes y de 5 bajos (Fig. 2). La laguna comunica permanentemente con el mar mediante una boca relativamente amplia (aproximadamente 80 m de ancho) y profunda (hasta 7 m); en la parte sureste, el sistema recibe un aporte de agua dulce considerable de los ríos Marabasco y Arroyo Seco, particularmente durante la temporada de lluvias (junio a octubre) (Escobar-Juan y López-Dellamary 1981, Rodríguez-Cajiga 1985, 1988). El fondo de la laguna está formado por sedimentos terrígenos (aproximadamente el 70%), aportados por los ríos, y de origen marino, estos últimos aportados por la acción conjunta del oleaje y

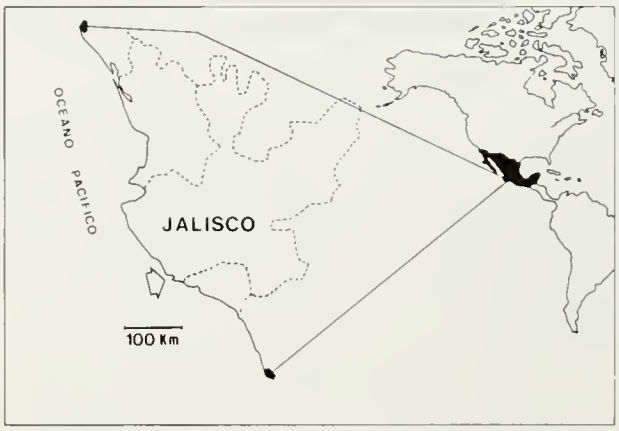


Figura 1. Ubicación de la laguna de Barra de Navidad en el estado de Jalisco, en la costa del Pacífico mexicano.

de las pleamares. En la periferia del sistema se encuentran suelos palustres y aluviales. La comunicación permanente de la laguna con el mar favorece considerablemente la circulación del agua dentro del sistema y, de hecho, esta circulación se debe principalmente a las corrientes originadas por los ciclos de mareas semidiurnos que predominan en el área (Alvarez del Castillo 1983, Rodríguez-Cajiga 1985). La laguna de Barra de Navidad está clasificada como un ambiente laguno-estuarino con baja energía de mareas (Lankford 1977), en período de intenso aporte fluvial llega a observarse un desplazamiento francamente rectilíneo de agua dulce hacia la porción oeste del sistema (Anónimo 1982, Rodríguez-Cajiga 1988).

La vegetación macroscópica asociada con la laguna consiste principalmente en el mangle. Las 4 especies conocidas para el Pacífico mexicano (*Conocarpus erecta*, *Rhizophora mangle*, *Avicennia nitida*, *Laguncularia racemosa*) se encuentran en el sistema, pero existe una fuerte predominacia del mangle rojo (*R mangle*) tanto en los margenes de la laguna como en los islotes. El bosque de mangle de la laguna de Barra de Navidad es simple y poco desarollado en su estructura, además de ser compuesto por individuos jóvenes (Sandoval y Zaragoza 1987, Rodríguez-Cagija 1988). La laguna de Barra de Navidad fue dividida en doce biotopos, siete para la zona intermareal y cinco para la submareal (Fig. 2), en base a los diferentes tipos de sustrato encontrados (arena, arena-lodosa, lodo, guijas y guijarros [cantos rodados], acantilados, afloramientos, canales y marina del Hotel Cabo Blanco), los niveles de inundaciones y la distancia a la boca del sistema.

El estudio de los crustáceos decápodos asociados con los sustratos rocosos de la laguna se realizó de manera intensiva de julio de 1982 a abril de 1983 (Alvarez del Castillo 1983). Posteriormente y hasta octubre de 1985, se muestreó la fauna en los sustratos blandos y en algunos lugares selectos con sustratos duros, en particular los microhabitats (e.g. madrigueras, grietas, etc). En la zona de muestreo, el régimen de mareas es de tipo semidiurna con una amplitud máxima del orden de 1.8 m (Anónimo 1990). Siguiendo los criterios de Arreguín-Romero (1982) y de Cubero-Gómez (1982), el piso mesolitoral fue dividido en 3 franjas u horizontes (I, II y III) (ver Stephenson y Stephenson 1949, Pérès 1961). Las franjas I, II y III así definidas corresponden aproximadamente con los horizontes mesolitoral superior, mesolitoral intermedio y mesolitoral inferior; la franja infralitoral es poco extendida debido a la naturaleza del sistema (ver Olivier 1971). Los muestreos en estas franjas se hicieron mensualmente

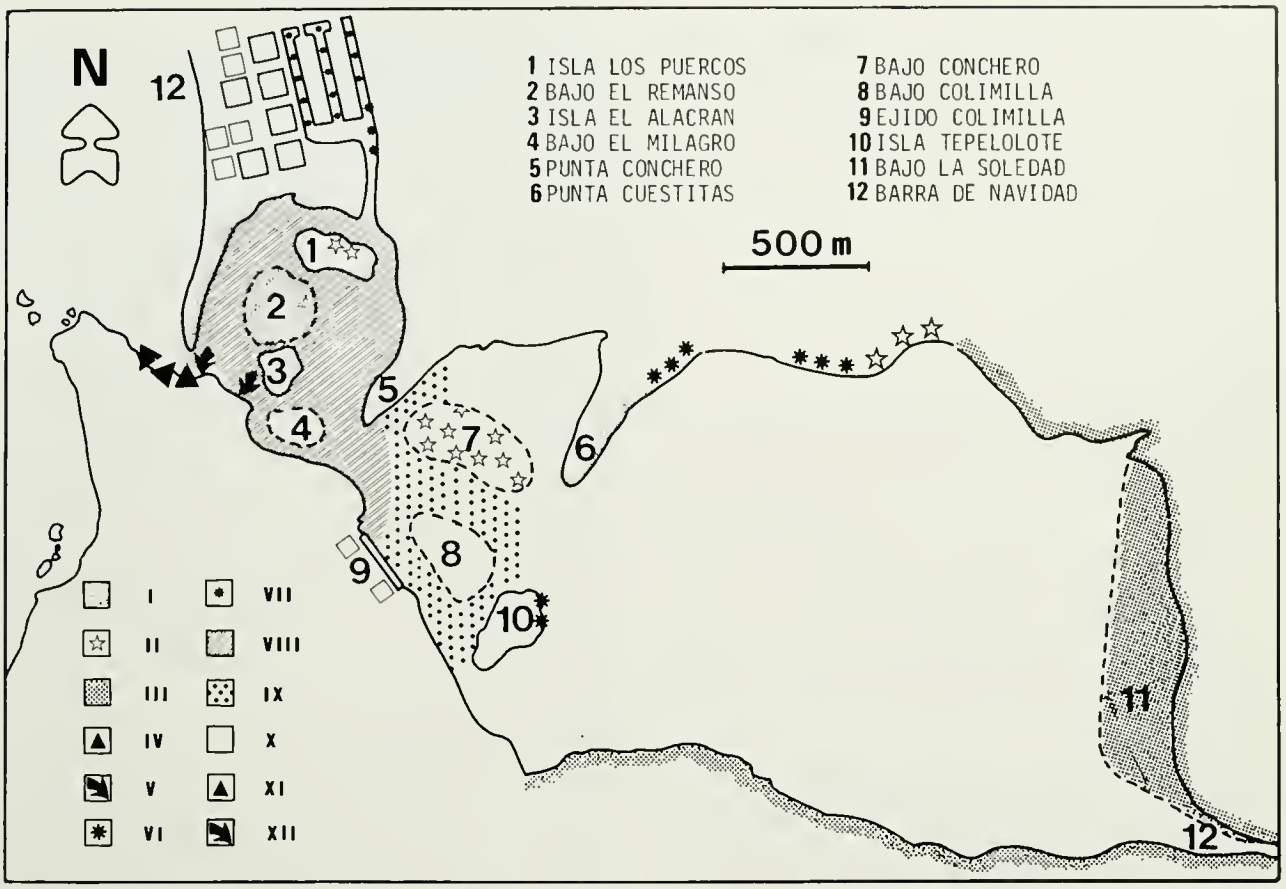


Figura 2. Localización de los distintos biotopos en la laguna de Barra de Navidad. Piso mesolitoral: I, arena; tI, arena-lodosa; tII, lodo; IV, guijarros; V, acantilado; VI, afloramientos; VII, marina y canales. Piso infralitoral: VIII, arena; tX, arena lodosa; X, lodo; XI, guijarros; XII, macizos rocosos y acantilado.

aprovechando los niveles de mareas más bajas. En los biotopos rocosos entre mareas se tomaron 99 muestras. Los puntos de muestreo fueron determinados de manera aleatoria y el análisis cuantitativo se realizó con un cuadro metálico de 0.1 m^2. En el biotopo de guijas y guijarros, se colectaron todos los crustáceos decápodos que se encontraron hasta llegar al estrato arenoso subyacente. En los acantilados y afloramientos, fue en ocasiones necesario utilizar cincel y martillo. Tratándose de especies móviles y difíciles de capturar, los conteos se hicieron a la distancia con binoculares en superficies delimitadas previamente. Para cada especie se calculó la abundancia relativa $p_i=n_i/N$, donde n_i es el número total de especímenes de la especie i y N es la suma de los n_i (ver Abele 1976). El índice o grado de dominancia se obtuvo con la fórmula de McNaughton (1967) y es igual a $DI = (n_1/N + n_2/N) \times 100$, donde n_1 y n_2 son los números de individuos de las dos especies más abundantes y N es el total de individuos colectados en la zona analizada. Los muestreos en la zona infralitoral se efectuaron con equipo de buceo autónomo y un cuadro metálico de 0.1 m^2 durante las mareas más altas de cada mes. Se tomaron 22 muestras en los biotopos rocosos: 11 en fondo de guijarros y guijas, y otros 11 en fondo de acantilados y macizos rocosos. En los biotopos con sustratos blandos, las colectas fueron intensivas y esporádicas. En la zona entre mareas se hicieron a mano y en ocasiones usando una pequeña pala. Para el piso infralitoral se utilizó una red playera de 30 m de longitud, 2 m de profundidad, 1 cm de luz de malla y dos relingas (una con lastre y otra con flotadores).

RESULTADOS Y DISCUSION

Riqueza Específica

Aproximadamente 1500 organismos fueron recolectados, y se identificaron 69 especies pertenecientes a 18 familias. Las familias Xanthidae y Porcellanidae presentaron la mayor diversidad (17 y 12 especies). El género mejor representado en el sistema fue *Petrolisthes* con 10 especies. La riqueza específica encontrada puede ser considerada alta, ya que se trata de un tipo de sistema con condiciones ambientales poco estables y adversas para la sobrevivencia de organismos no adaptados y donde suele encontrarse una baja diversidad específica (ver Hedgpeth 1957, Jeffries 1962, Findley 1976, Hendrickx y Sánchez-Osuna 1983). En la laguna de Barra de Navidad se observa una riqueza muy superior a la encontrada en la zona de mangle y de llanuras lodosas del estero de Urías, Mazatlán (Hubbard 1983: 31 especies), en el estero El Verde, en el sureste del Golfo de California (Hendrickx 1984: 31 especies), en el sistema lagunar-estuarino de Agua Brava (Hendrickx et al. 1986: 29 especies) y en la Bahía de Topolobampo (Sánchez-Bolaños et al. 1988, Hernández-Real y Juarez-Arroyo 1988: 31 especies). Esta marcada diferencia en riqueza faunística se

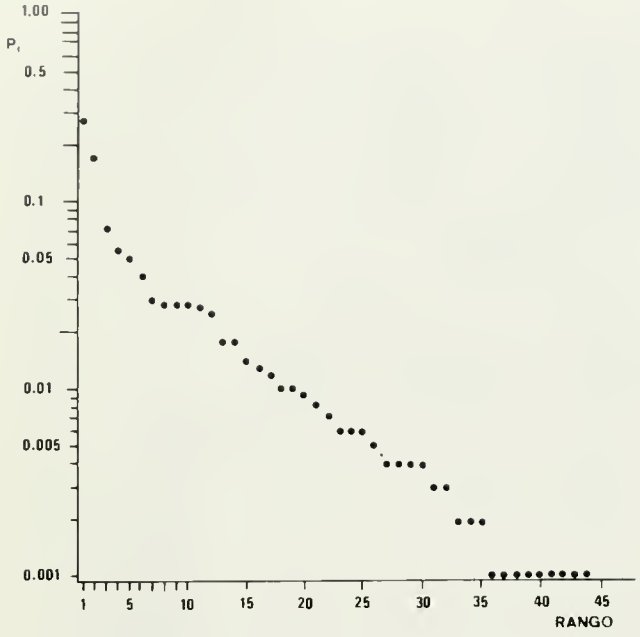


Figura 3. Diagrama de dominancia–diversidad de las especies de crustáceos decápodos del litoral rocoso de la laguna de Barra de Navidad.

debe al hecho que un alto porcentaje de las especies recolectadas en el presente estudio provienen de la zona rocosa ubicada en la entrada de la laguna donde el mar tiene una fuerte influencia sobre las condiciones ambientales (Tabla 1). Comparativamente con los ambientes rocosos intermareales marinos del Pacífico este tropical, la riqueza en especies encontrada es similar: Bahía de Mazatlán, 70 especies (Hendrickx et al. 1982); costa pacífica de Panamá, 78 especies (Abele 1976); ambientes rocosos intermareales del sureste del Golfo de California, 115 especies (datos no publicados); ambientes rocosos intermareales de la totalidad del Golfo de California, 142 especies (Hendrickx 1992).

Descripción de las Comunidades

Biotopo I: Piso mesolitoral con sustrato arenoso.—Este biotopo se caracteriza por una baja capacidad de retención de agua del sustrato y por la intensa exposición a los rayos solares. Cinco especies fueron encontradas: *Upogebia* sp. solo fue colectado en la franja III del bajo El Remanso (Fig. 2), y pequeñas colonias aisladas de *Uca crenulata* ocurren en la franja II del margen interior de la barra arenosa y en el margen este de punta Cuestitas (Fig. 2) (Tabla 1).

Biotopo II: Piso mesolitoral con sustrato arena-lodoso.—Este biotopo está parcialmente sombreado por el mangle, excepto en el bajo Conchero (Fig. 2) y la retención de agua del sustrato es mayor. Han sido encontradas 6 especies y todas ellas en el margen noreste de la laguna (Tabla 1). Solo los ocipódidos *Uca crenulata* (hasta 200 individuos por m^2) y *U. princeps* son característicos de este ambiente.

Biotopo III: Piso mesolitoral con sustrato lodoso.—Este es, por mucho, el biotopo entre mareas más extenso del sistema (Fig. 2). Consiste en una llanura lodosa cubierta por mangle, con excepción del bajo La Soledad, con un sustrato siempre húmedo y generalmente con una iluminación poco intensa. A pesar de su gran extensión, solo se encontraron 9 especies en este ambiente (Tabla 1). Por su frecuencia de aparición en los muestreos, tres especies pueden ser consideradas como típicas de este biotopo: *Panopeus chilensis*, encontrado semienterrado en el lodo así como debajo y en hoquedades de troncos; *Aratus pisoni*, un cangrejo arborícola (ramas y raíces del mangle) observado también en las franjas I y II de la zona intermareal; y *Goniopsis pulchra*, que habita sobre las llanuras lodosas, ocupando principalmente las franjas II y III y refugiándose en las raíces del mangle. Las otras especies encontradas (Tabla 1) son ocasionales o visitantes. *Clibanarius panamensis* (en conchas de *Cerithidea montagnei*) aparece generalmente durante la temporada de lluvias, en la orilla, bajo la superficie del agua. *Cardisoma crassum*, un cangrejo Gecarcinidae de vida terrestre, aparece en el sistema durante la época de lluvias.

Biotopo IV: Piso mesolitoral con sustrato de guijarros y guijas.—Consiste en una pequeña playa de pendiente suave, ubicada cerca de la boca del sistema (Fig. 2). Aunque la exposición a los rayos solares es intensa, siempre se conserva humedad en los estratos inferiores de la playa, particularmente en las franjas II y III. Con 32 especies (43% del total), es en este biotopo donde los crustáceos decápodos están mejor representados (Tabla 1). Esta riqueza puede explicarse por varios factores abióticos, incluyendo la cercanía del ambiente marino y la complejidad estructural del sustrato que proporciona numerosos habitáculos. La franja con mayor número de especies fue la III con 30 (vs. 14 en la II y 3 en la I), incluyendo 11 especies de Xanthidae y 8 de Porcellanidae. En cuanto a abundancia, dominaron los representantes de la familia Diogenidae, Xanthidae y Porcellanidae (299, 171 y 136 especímenes recolectados respectivamente). Destacaron por su abundancia o frecuencia *Clibanarius albidigitus*, *Panopeus cf. miraflorensis*, *Xanthodius sternberghi*, *Petrolisthes armatus* y *Upogebia* sp.. *Clibanarius albidigitus* fue encontrada en la parte baja de la franja II y en toda la franja III; presenta hábitos netamente gregarios. Fue el crustáceo decápodo más abundante del sistema (hasta más de 1100 individuos por m^2) y se le encontró frecuentemente en conchas de *Anachis diminuta*. *Panopeus cf. miraflorensis* fue observado solo en la franja III y fue la segunda especie más abundante de este biotopo (hasta 150 individuos por m^2). Es el único crustáceo decápodo encontrado en todos los subambientes con sustrato duro, excepto el VII, y uno de los más abundantes en todo el sistema. *Xanthodius sternberghi* fue encontrado en toda la franja II y en la mitad superior de la III, donde fue más abundante. *Petrolisthes armatus* se encontró en la mitad inferior de la franja II y en toda la franja III; fué el porcelánido más abundante del biotopo IV y de todo el sistema. *Upogebia sp.* fue encontrada en la mitad inferior de la franja II y en toda la III. Por lo regular había una pareja en cada madriguera.

Biotopo V: Piso mesolitoral con sustrato formado por acantilado.—Está constituido por paredes rocosas fuertemente inclinadas y de aparencia rugosa, conocidos como acantilados de granito con aplitas. La exposición al sol es reducida por la presencia de árboles y arbustos que crecen por arriba de las vertientes. Aunque colinda con el biotopo IV (Fig. 2), la riqueza específica se reduce grandemente, habiéndose encontrado 13 especies (Tabla 1). Esta disminución podría explicarse por la reducción del número de habitáculos disponibles y garantizando cierta humectación. La familia mejor representada fue la Xanthidae con 6 especies. Las especies más típicas de este subambiente fueron *Pachygrapsus transversus*, *Grapsus grapsus*, *Eriphia squamata*, *Panopeus cf. miraflorensis*, y una especie no determinada de Diogenidae. Los grápsidos se observaron en las 3 franjas. *Panopeus transversus* fue encontrado sobre el acantilado y dentro de grietas y agujeros. *Grapsus grapsus* y *Eriphia squamata* fueron encontrados únicamente en este biotopo; *E. squamata* es de hábitos nocturnos y durante el día se refugia en los agujeros de la mitad inferior de la franja II y de la mitad superior de la III. *Panopeus cf. miraflorensis* ha sido encontrado en la parte más baja de la franja II y en toda la III, generalmente entre algas. Ocho otras especies fueron recolectadas en este subambiente (Tabla 1).

TABLA 1. Lista de las especies de crustáceos decápodos recolectadas en la laguna de Barra de Navidad, Jalisco, clasificadas por biotopos (I a XII) y de acuerdo con la distancia entre cada biotopo y la boca del sistema.

	Biotopo y distancia a la boca (en m; promedio o intervalo)											
	IV	XI	V	XII	I	VIII	II	VII	IX	VI	X	III
						200–	600–		1000–	1300–	1500–	
Especies	0	0–60	60	150	200	600	1000	1000	1200	2300	3800	3000
Alpheus cylindricus	+											
Alpheus leviusculus	+											
Callianassa sp.	+											
Petrolisthes gracilis	+											
Petrolisthes haigae	+											
Petrolisthes nobili	+											
Petrolisthes sp.	+											
Cycloxanthops sp.	+											
Micropanope cf. *cristimanus*	+											
Microcassiope xantusii	+											
Diogenidae sp. ind.	+											
Ozius verreauxi	+											
Pitho picteti	+											
Synalpheus sp.	+	+										
Petrolisthes crenulatus	+	+										
Petrolisthes lewisi	+	+										
Eurypanopeus planus	+	+										
Petrolisthes armatus	+	+										
Xanthodius stimpsoni	+	+	+									
Petrolisthes edwardsii	+	+	+									
Typton sp.		+										
Panulirus gracilis		+										
Axius vivesi		+										
Fabia sp.		+										
Cronius ruber		+										
Cycloxanthops vittatus		+										
Lophoxanthus lamellipes		+										
Loxorhynchus grandis		+										
Macrocoeloma villosum		+										
Mithrax pygmaeus		+										
Epixanthus tenuidactylus	+		+									
Ozius perlatus	+		+									
Pilumnus pygmaeus	+		+									
Calcinus californiensis	+		+	+								
Teleophrys cristulipes	+	+	+	+								
Clibanarius albidigitus	+	+	+	+								
Grapsus grapsus			+									
Eriphia squamata			+									
Synalpheus nobili	+	+		+								
Pagurus aff. *lepidus*		+		+								
Pagurus sp.		+		+								
Pachycheles spinidactylus		+		+								
Heteractea lunata		+		+								
Stenorynchus debilis		+		+								
Megalobrachium garthi				+								
Pontonia margarita				+								
Pilumnus townsendi				+								
Ala cornuta				+								
Coenobita compressus	+				+							
Upogebia sp.	+	+			+	+						
Alpheus armillatus	+	+								+		
Xanthodius sternberghi	+	+		+						+		
Panopeus cf. *muraflorensis*	+	+	+	+						+		
Pachygrapsus transversus	+		+					+		+		
Callinectes arcuatus					+	+	+		+	+	+	+
Callinectes bellicosus						+			+		+	+
Uca crenulata crenulata					+		+			+		+
Clibanarius panamensis					+		+			+		+
Calappa convexa						+						
Ucides occidentalis							+					
Petrolisthes robsonae										+		
Petrolisthes lindae										+		
Lysmata galapagensis							+					

(cont.)

TABLA I (cont.)

	Biotopo y distancia a la boca (en m; promedio o intervalo)											
Especies	IV 0	XI 0–60	V 60	XII 150	I 200	VIII 200–600	II 600–1000	VII 1000	IX 1000–1200	VI 1300–2300	X 1500–3800	III 3000
Pontonia simplex							+					
Cardissoma crassum							+			+		+
Uca princeps princeps							+	+				
Goniopsis pulchra										+		+
Panopeus chilensis										+		+
Aratus pisoni										+		+
Alpheus mazatlanicus											+	
Ambidexter panamensis											+	
Penaeus californiensis											+	
Penaeus vannamei											+	
Penaeus stylirostris											+	

Biotopo VI: Piso mesolitoral con sustrato formado por afloramientos (Fig. 2).—Está formado por paredes rocosas verticales con la parte inferior casi horizontal; la roca es un granito de ortoclaxa fuertemente alterado por fluidos hidrotermales. Con excepción de la franja III, la exposición al sol es generalmente intensa y hay pocas grietas, agujeros y hoquedades. Trece especies fueron encontradas (Tabla 1). Las más características fueron *Alpheus armillatus*, *Petrolisthes lindae*, *P. robsonae*, *Pachygrapsus transversus*, *Panopeus chilensis*, *P. cf. miraflorensis* y *Xanthodius sternberghi*. De ellas destacan por su mayor abundancia *Panopeus cf. miraflorensis*, *Petrolisthes robsonae* y *P. lindae*. Estas 3 especies se encontraron sobre esponjas adheridas a la superficie rocosa. *Panopeus cf. miraflorensis* ocurrió en la parte más baja de la franja II y en toda la III. Fué el crustáceo decápodo más abundante del biotopo con 56 individuos colectados. *Petrolisthes lindae* y *P. robsonae* se encontraron en la mitad inferior de la franja III.

Biotopo VII: Piso mesolitoral en los canales y la marina.—Este corresponde a una extensión artificial de la laguna (Fig. 2). Aunque los margenes están expuestos al sol, sirven de habitat para dos especies de braquiuros (*Goniopsis pulchra* y *Pachygrapsus transversus*) que aprovechan las grietas, los agujeros y hoquedades en las tres franjas intermareales. *P. transversus* es la más abundante. *Goniopsis pulchra* ocurre principalmente en la franja III y se ha observado un incremento del número de individuos posteriormente a la deforestación del mangle de la península debido a la construcción de un pequeño centro turístico.

Biotopo VIII: Piso infralitoral con sustrato arenoso.—Aproximadamente el 20% de la superficie de los sustratos blandos infralitorales del sistema son arenosos (Fig. 2) y bajo la influencia del mar. La baja riqueza específica (4 especies; Tabla 1) se debe probablemente a la reducción del número de habitáculos combinado con la influencia de las corrientes y la limitación de las fuentes de alimentos detríticos generalmente asociada con fondos arenosos. Las especies encontradas en este subambiente fueron *Upogebia sp.*, *Calappa convexa* y los portúnidos *Callinectes arcuatus* y *C. bellicosus*. De ellas, las más características fueron *Upogebia sp.* y *Callinectes arcuatus*. *Callinectes arcuatus*, representada en el sistema principalmente por juveniles, es más frecuente frente al margen comprendido entre la barra arenosa y hasta el principio de la península (Fig. 2) donde abundan desperdicios provenientes de una cooperativa pesquera y de algunos restaurantes.

Biotopo IX: Piso infralitoral con sustrato areno-lodoso.—Ocupa aproximadamente el 10% de la superficie del piso infralitoral con sustrato blando (Fig. 2); es una zona de transición no sólo entre los sustratos arenoso y lodoso, sino también entre el ambiente netamente influenciado por el mar y el lagunar-estuarino típico. Allí, solo han sido encontradas 2 especies (*Callinectes arcuatus* y *C. bellicosus*) presentando una abundancia relativa baja; este biotopo resultó ser el más pobre del sistema en lo que se refiere a crustáceos decápodos.

Biotopo X: Piso infralitoral con sustrato lodoso.—Aproximadamente el 70% del piso infralitoral de la laguna corresponde a este sustrato (Fig. 2). En él predominan las condiciones típicas de un ambiente lagunar-estuarino y se encontraron 7 especies (Tabla 1): *Penaeus californiensis*, *P. stylirostris*, *P. vannamei*, *Alpheus mazatlanicus*, *Ambidexter panamensis*, *Callinectes arcuatus* y *C. bellicosus*. Las dos últimas fueron las más características de este biotopo, particularmente *C. arcuatus*.

Biotopo XI: Piso infralitoral con sustrato de guijarros y guijas.—Corresponde a la continuación de la playa de guijarros y guijas (Fig. 2). Desde mediados de 1986, como resultado del ensanchamiento de la boca y de la construcción de un espigón (en ángulo recto con el remanente de la barra arenosa), esta área quedó cubierta por sedimento. Fue el biotopo infralitoral con mayor riqueza específica, encontrándose 27 especies (Tabla 1). Las familias con mayor número de especies fueron las Xanthidae y Porcellanidae (7 y 5 respectivamente); las mejor representadas fueron los Paguridae, con 221 individuos, y en menor grado los Xanthidae con 39 y los Porcellanidae con 18. Las especies más características por su frecuencia de aparición en las muestras fueron *Clibanarius albidigitus*, *Pagurus* aff. *lepidus* y *Panopeus cf. miraflorensis*, encontradas debajo y entre los guijarros y guijas. La especie de *Pagurus* fue por mucho el crustáceo decápodo más abundante con 219 individuos recolectados. Las dos especies restantes fueron mucho menos abundantes que en la zona entre mareas con el mismo tipo de sustrato, particularmente *C. albidigitus*.

Biotopo XII: Piso infralitoral con macizo rocoso y acantilado.—Se inicia como una breve extensión del biotopo V y se extiende aproximadamente hasta 6 m de profundidad para terminar en un macizo rocoso con peñas. Por su ubicación (Fig. 2) prevalecen condiciones típicamente marinas. Aquí han sido encontradas 17 especies (Tabla 1). La familia con mayor número de especies fue la Xanthidae con 5, y la que tuvo mayor abundancia fue la Paguridae con 32 especímenes. Sólo una especie sobresalió por su abundancia (*Pagurus* aff. *lepidus*), con 30 especímenes recolectados y se obtuvieron 4 especímenes de *Pachycheles spinidactylus* y de *Panopeus cf. miraflorensis*.

Distribución de las Especies

Las aguas de los esteros, estuarios y lagunas costeras presentan fuertes cambios de salinidad y temperatura, además de poseer una turbidez generalmente elevada (Olivier 1971, Remane 1971). La acción de las corrientes de mareas influye también en la caracterización de los habitats que allí se encuentran (Olivier 1971). En estos sistemas, y según las condiciones ambientales que dominan en un momento y en un lugar dado, pueden encontrarse especies marinas (halobiontes) penetrando en aguas salobres donde encuentran su límite de extensión (especies marino-mesohalinas), especies adaptadas al ambiente salobre (estuarinas o hifalmirobiontes), o especies de agua dulce (limnobiontes) penetrando en aguas salobres donde encuentran su límite de tolerancia (especies limno-mesohalinas) (Sánchez 1963, Remane 1971, Odum 1972).

La presencia de las especies de crustáceos decápodos en los distintos biotopos definidos en el presente trabajo en relación con la distancia aproximada hasta la boca de comunicación al mar (Tabla 1), permite observar una evidente correlación entre el rango ocupado por cada especie (o sea, su cercanía a la boca del sistema) y el tipo de habitat más característico de cada una de éstas (marino o estuarino-lagunar), siendo las especies con afinidad marina más cercanas a la boca de comunicación con el mar. Trece especies se encontraron exclusivamente en el biotopo IV, directamente en la zona de influencia marina, y otras 17 a una distancia máxima de 60 m. La comunidad de crustáceos decápodos que vive en la laguna de Barra de Navidad corresponde en su mayoría (68%) a especies típicas de litorales rocosos marinos, halobiontes típicos (e.g., *Clibanarius albidigitus*, la mayoría de los *Petrolisthes*, *Grapsus grapsus*, *Eriphia squamata*, *Eurypanopeus planus*, y los Majoidea) (ver: Abele 1976, Brusca 1980, Cubero-Gómez 1982); éstas fueron recolectadas principalmente en la entrada de la laguna. También se recolectaron especies típicas de sistemas lagunares (23%) (e.g., *Aratus pisoni* y *Goniopsis pulchra*, que son componentes dominantes de los bosques de mangle; *Cardisoma crassum*, que ocurre en madrigueras; *Clibanarius panamensis*, común en escurrimientos de marea; *Petrolisthes lindae* y *Panopeus chilensis*) (ver Abele 1976, Hendrickx 1984). La mayoría de estas especies se encontraron exclusivamante en los biotopos de la parte posterior de la laguna, donde la influencia marina es reducida y el ambiente lagunar predomina. Algunas especies no presentaron una afinidad muy específica por un tipo de ambiente (marino o lagunar), y se encuentran en la mayoría de los biotopos: *Pachygrapsus transversus*, *Panopeus cf. miraflorensis* y *Callinectes arcuatus* y en menor grado *Xanthodius sternberghi* y *Alpheus armillatus* (6% de la población). En cuanto a las especies de agua dulce, o limnobiontes, solo se cita una colecta de juveniles de *Macrobrachium* sp. en el río Marabasco (Hendrickx 1988), y no parece existir una penetración notable de ésta u otra especies al sistema lagunar.

Abundancia de las Especies

Los resultados obtenidos en relación a abundancia por unidad de área indican la predominancia en ciertos biotopos de *Clibanarius albidigitus* (hasta 1110 organismos/m^2), de *Panopeus cf. miraflorensis*, que además de ser una especie frecuente es ocasionalmente muy abundante (hasta 150 individuos por m^2) y de *Pagurus* aff. *lepidus* que dominó en el piso infralitoral de los sustratos duros naturales (hasta 1740 individuos/m^2).

El análisis sistemático de la abundancia relativa de las especies asociadas con los biotopos rocosos mesolitorales, permitió ordenar las especies por nivel de abundancia (Tabla 2) utilizando el valor de p_i de cada especie y su rango respectivo en la escala de abundancia (de 1 a 44). El diagrama de dominancia–diversidad obtenido (Fig. 3) siguiendo esta técnica (Whittaker 1965) permite observar que se trata de una comunidad sin dominancia muy marcada (p' máximo = 0.2714), caracterizada por una diversidad media (44 especies); se observa solamente una leve dominancia de 2 especies (*Clibanarius albidigitus* y *Panopeus cf. miraflorensis*). Para estas dos especies, el grado de dominancia (DI) es igual a 44. Comparativamente con lo observado por Abele (1976) en 4 ambientes distintos de la costa pacífica de Panamá (DI por habitat: 71 para playas arenosas; 31 para mangle; 39 para litoral rocoso; 29 para corales) observamos que el valor obtenido en el presente estudio es más próximo al del litoral rocoso que el dado para el habitat de mangle.

TABLA 2. Total de organismos colectados para cada especie (n_i) y su abundancia relativa (p_i), en el piso mesolitoral rocoso de la laguna de Barra de Navidad, Jalisco.

	Especie	n_i	p_i
1	*Clibanarius albidigitus*	272	0.2714
2	*Panopeus bermudensis*	170	0.1696
3	*Petrolisthes armatus*	72	0.0718
4	*Pachygrapsus transversus*	55	0.0548
5	*Xanthodius sternberghi*	50	0.0499
6	*Alpheus leviusculus*	40	0.0399
7	*Calcinus californiensis*	29	0.0289
8	*Upogebia* sp.	28	0.0279
9	*Diogenidae* sp.	28	0.0279
10	*Petrolisthes robsonae*	28	0.0279
11	*Eriphia squamata*	27	0.0269
12	*Petrolisthes nobilii*	25	0.0249
13	*Xanthodius stimpsoni*	18	0.0179
14	*Eurypanopeus planus*	18	0.0179
15	*Teleophrys cristulipes*	14	0.0139
16	*Clibanarius panamensis*	15	0.0129
17	*Grapsus grapsus*	16	0.0109
18	*Petrolisthes gracilis*	10	0.0099
19	*Pilumnus pygmaeus*	10	0.0099
20	*Petrolisthes edwardsii*	9	0.0089
21	*Petrolisthes lewisi*	8	0.0079
22	*Petrolisthes crenulatus*	7	0.0069
23	*Coenobita compressus*	6	0.0059
24	*Callinectes arcuatus*	6	0.0059
25	*Petrolisthes lindae*	6	0.0059
26	*Petrolisthes haigae*	5	0.0049
27	*Alpheus armillatus*	4	0.0039
28	*Alpheus cf. cylindricus*	4	0.0039
29	*Ozius tenuidactylus*	4	0.0039
30	*Panopeus chilensis*	4	0.0039
31	*Uca crenulata*	3	0.0029
32	*Goniopsis pulchra*	3	0.0029
33	*Callianassa* sp.	2	0.0019
34	*Ozius perlatus*	2	0.0019
35	*Ozius verreauxi*	2	0.0019
36	*Synalpheus nobilii*	1	0.0009
37	*Synalpheus* sp.	1	0.0009
38	*Petrolisthes* sp.	1	0.0009
39	*Aratus pisoni*	1	0.0009
40	*Cardiosoma crassum*	1	0.0009
41	*Cicloxanthops* sp.	1	0.0009
42	*Micropanope cf. cristimanus*	1	0.0009
43	*Micropanope xantusii*	1	0.0009
44	*Pitho picteti*	1	0.0009

LITERATURA CITADA

Abele, L. C. 1976. Comparative species composition and relative abundance of decapod crustaceans in marine habitats of Panamá. Marine Biology 38:263–278.

Alvarez del Castillo, M. 1983. Estudio de la fauna de los crustáceos decápodos del ambiente rocoso, en la Laguna de Barra de Navidad, Jalisco. Tesis profesional, Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Amezcua-Linares, F., M. Alvarez-Ruhio, y A. Yáñez-Arancibia. 1987. Dinámica y estructura de la comunidad de peces en un sistema ecológico de manglares de la costa del Pacífico de México, Nayarit. Anales Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 14:221–248.

Anónimo. 1982. Evaluación ecológica para promover la rehabilitación de la Albúfera Barra de Navidad. Comisión de Conurbación Manzanillo–Barra de Navidad. S.E.P., Manzanillo, Colima, México.

Anónimo. 1990. Tablas de predicción de mareas 1991, Puertos del Océano Pacífico. Servicio Mareógrafo Nacional, Instituto de Geofísica, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

Arreguín-Romero, J. L. 1982. Estudio de los moluscos de la zona rocosa litoral de la Bahía de Mazatlán, con referencia especial a su zonación. Tesis profesional, Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Brusca, R. C. 1980. Common Intertidal Invertebrates of the Gulf of California, 2nd. edition. University of Arizona Press, Tucson, Arizona, U.S.A.

Brusca, R. C., y E. W. Iverson. 1985. A guide to the marine isopod Crustacea of the Pacific Costa Rica. Revista de Biología Tropical 33:1–77.

Cubero-Gómez, E. A. 1982. Distribución y zonación de los crustáceos decápodos de la zona litoral rocosa de la Bahía de Mazatlán, Sin. Tesis profesional, Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Dawson, E. Y. 1966. Marine Botany: An Introduction. Holt, Rinehart and Winston, New York, U.S.A.

Day, J., y A. Yáñez-Arancibia. 1979. Lagoon-estuarine environments as ecosystems. *In* U.N.A.M./O.E.A (eds.). Seminario Latinoamericano sobre Principios y Métodos en Ecología de Lagunas Costeras. Ciudad del Carmen, Campeche, México.

Escobar-Juan, L. F., y V. López-Dellamary. 1981. Contribución al estudio taxonómico de la ictiofauna de la laguna de Barra de Navidad, Jalisco. Tesis profesional, Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Findley, L. T. 1976. Ecological aspects of mangrove estuaries in Sonora and their relation to human exploitation. Pp. 95–108 *in* B. Brannff, and R. S. Felger (eds.). Sonora: Antropología del Desierto. Colección Científica Instituto Nacional de Antropología e Historia, México, D. F., México.

Flores-Verdugo, F. J. 1989. Algunos aspectos sobre la ecología, uso e importancia de los ecosistemas de manglar. Pp. 22–56 *in* J. de la Rosa-Vélez y F. González-Farías (eds.). Temas de Oceanografía Biológica en México. Universidad Autónoma de Baja California, Ensenada, Baja California, México.

Heald, E. J., W. E. Odum, y D. C. Tabb. 1974. Mangroves in the estuarine food chains. Pp. 182–189 *in* P. J. Gleason (ed.). Environment of South Florida: Present and Past. Memoirs of the Miami Geological Society, Vol. 2, Miami, Florida, U.S.A.

Hedgepth, J. W. 1957. Estuaries and Lagoons. II. Biological Aspects. Pp. 693–729 *in* J. W. Hedgpeth (ed). Treatise on Marine Ecology and Paleoecology. Ecology Geological Society of America, New York, U.S.A.

Hendrickx, M. E. 1984. Studies of the coastal marine fauna of southern Sinaloa, México. II. The decapod crustaceans of Estero El Verde. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México 11:23–48.

Hendrickx, M. E. 1985. Diversidad de los macroinvertebrados bentónicos acompañantes del camarón en el área del Golfo de California y su importancia como recurso potencial. Pp. 95–148 *in* A. Yañez-Arancibia (ed.). Recursos Pesqueros Potenciales de México. La Pesca Acompañante del Camarón. Programa Universitario de Alimentos, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, y Instituto Nacional de la Pesca, México, D.F., México.

Hendrickx, M. E. 1986. Estudio faunístico y ecológico de las comunidades bentónicas de invertebrados (moluscos y crustáceos) del Golfo de California. Pp. 170–187 *in* Memorias, I Intercambio Académico sobre el Golfo de California, Hermosillo, Sonora, 9–11 de abril de 1986. CICTUS-CONACyT, Hermosillo, Sonora, México.

Hendrickx, M. E. 1988. On a small collection of caridean shrimps (Crustacea: Decapoda) from the Barra de Navidad coastal lagoon, Jalisco, México. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de Mexico 15:245–248.

Hendrickx, M. E. 1992. Distribution and zoogeography of decapod crustaceans of the Gulf of California, Mexico. Proceedings of the San Diego Society of Natural History 21.

Hendrickx, M. E. En prensa. Inventario de la fauna de crustáceos decápodos (pelágicos y bentónicos) del Pacífico mexicano: Taxonomía, diversidad y distribución geográfica en el contexto regional del Pacífico este tropical. *in* Memorias, II Reunión de Resultados de Actividades Oceanográficas a Nivel Nacional, Mexico, D.F., noviembre 1989.

Hendrickx, M. E., y L. Sánchez-Osuna 1983. Estudio de la fauna marina y costera del sur de Sinaloa. V. Contribución al conocimiento de los crustáceos planctónicos del Estero el Verde. Revista de Biología Tropical 31:282–290.

Hendrickx, M. E., M. Blanco-Carranza, y D. P. Sánchez-Vargas. 1986. Caracterización de las comunidades de invertebrados bentónicos (moluscos y crustáceos decápodos). Pp. 172-219 *in* Informe Técnico Final. Ecología de los Manglares y Perfil de Comunidades en los Sistemas Lagunares de Agua Brava y Marisma Nacionales, Nayarit. Proyecto UNAM–CONACyT, 022068.

Hendrickx, M. E., A. M. van der Heiden, A. Toledano G., E. A. Cubero G., y J. L. Arreguin R. 1982. Fauna Intermareal de la playas rocosas. Informe final. Estudio Integral de la Bahía de Mazatlán. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Estación Mazatlán, Universidad Nacional Autónoma de México, Mazatlán, Sinaloa, México.

Hernández-Real, M. T., y J. Juárez-Arroyo. 1988. Inventario de algunas especies de la flora y fauna bentónicas en las Bahías de Topolobampo, Sinaloa, México. Secretaría de Marina, Dirección General de Oceanografía. EST TOPO/ 88:1–69.

Hubbard, Z. W. 1983. Estudio de los crustáceos decápodos y moluscos en el Estero de Urías, Puerto de Mazatlán, Sinaloa, en relación con la presencia del mangle. Tesis profesional, Escuela de Biología, Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Jeffries, H. P. 1969. Saturation of estuarine zooplankton by congeneric associates. Pp. 500–508 *in* G. H. Lauff (ed). Estuaries. American Association for the Advancement of Science, Washington, D.C., U.S.A.

Lankford, R. R. 1977. Coastal lagoons of México. Their origin and classification. Pp. 182–215 *in* M. Wiley (ed.). Estuarine Processes. II. Circulation, sediments and transfer of material in estuaries. Academic Press, New York, U.S.A.

McNaughton, S. J. 1967. Relationships among functional properties of California grasslands. Nature 216:168–169.

Odum, E. P. 1972. Ecología. 3a edición. Nueva Editorial Interamericana, México, D.F., México.

Olivier, S. R. 1971. Elementos de Ecología. Editorial Hemisferio Sur, Buenos Aires, Argentina.

Pérès, J. M. 1961. Océanographie biologique et biologie marine. I. La Vie Benthique. Presses Universitaires de France, Paris, France.

Phleger, F. B. 1969. Some general features of coastal lagoons. Pp. 5–26 *in* Lagunas Costeras, un Simposio. Memorias Simposio Internacional sobre Lagunas Costeras. UNAM-UNESCO, México, D.F., México.

Remane, A. 1971. Ecology of brackish water. Pp. 1–210 *in* A. Remane y C. Schlieper (eds.). Biology of Brackish Water. Wiley, New York, U.S.A.

Rodríguez-Cajiga, S. R. 1985. Informe general sobre el conocimiento actual de la Laguna de Barra de Navidad, Jalisco, México. LCM Ecología, Reporte Técnico No. 5. Laboratorio de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Rodríguez-Cajiga, S. R. 1985. Contribución al estudio de la macrofauna de la Laguna de Barra de Navidad, Jalisco, México. Reporte interno No. 7. LCM Ecología. Reporte Técnico No. 20, Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Sandoval R., L. C. 1985. Informe del estudio de la productividad primaria fitoplanctónica en la Laguna de Barra de Navidad, Jalisco, México. LCM Ecología. Reporte Técnico No. 7. Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Sandoval, R., y U. Zaragoza A. 1987. Informe del análisis fisionómico estructural del manglar y su aporte de materia orgánica en la Laguna de Barra de Navidad, Jalisco. México. LCM Ecología. Reporte Técnico No. 11. Universidad Autónoma de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.

Sánchez, M. E. 1963. Datos relativos a los manglares de México. Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México, D.F., México.

Sánchez-Bolaños, T., J. Juárez-Arroyo, y M.T. Hernández-Real. 1988. Contribución al conocimiento de la fauna carcinológica (Decapoda–Brachyura) en las Bahías de Topolobampo, Sinaloa, México. Secretaría de Marina, Dirección General de Oceanografía. EST TOPO/ 88:1–35.

Stephenson, T. A., y A. Stephenson. 1949. The universal features of zonation between tidemarks on rocky coast. Journal of Ecology 38:289–305.

Villalobos-Hiriart, J. L., J. C. Nates-Rodríguez, A. C. Días-Barriga, M. D. Valle-Martínez, P. F. Hernández, E. Lira-Fernández, y P Schmidtsdorf-Valencia. 1989. Listados faunísticos de México. I. Crustáceos estomatópodos y decápodos intermareales de las islas del Golfo de California, México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, D.F., México.

Whittaker, R. H. Dominance and diversity in land plant communities. Science 147:250–260.

Yáñez-Arancibia, A. 1976. Medioambiente y fauna ictiológica con perspectivas de piscicultura en México. Pp. 445–476 *in* Memorias. I Reunión Latinoamericana sobre Ciencia y Tecnología de los Océanos, 26 mayo–1 junio 1976, Veracruz, México. Secretaría de Marina, Veracruz, México.

BENTHIC MACRO-CRUSTACEANS OF THE EASTERN TROPICAL PACIFIC
MACRO-CRUSTACEOS BENTONICOS DEL PACIFICO ESTE TROPICAL, Editado por San Diego History Natural Museum y el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Se terminó de Imprimir en Micro Archivos, S. C., el 18 de Octubre de 1992.
El tiraje consta de 1,000 ejemplares.

ISBN No. 0-918969-03-4

3 2044 093 361 186